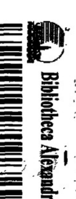
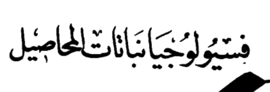
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
جامعة بغداد

فسيولوجيا نباتات المحاصيل

بَة
ب أحمد عيسى





فسيولوجيا نباتات المحاصيل

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
جامعة بغداد

فسيولوجيا نباتات المحاصيل

تأليف

فرنكلن ب كاردنير
أر برينت بيرس
روجر ال ميشيل

ترجمة

الدكتور طالب أحمد عيسى

استاذ المحاصيل الحقلية المساعد
كلية الزراعة / جامعة بغداد



المقدمة

ينصب اهتمام هذا الكتاب حول فسيولوجيا المحاصيل التي تعكس التغيرات العديدة والجهود الواسعة التي بذلت منذ طبع كتاب زراعة ونمو المحاصيل سنة ١٩٧٠ (المُترجم من قبل المُترجم سنة ١٩٨٤) . بوقت كان مقبولاً من قبل المختصين بعلم المحاصيل والتربة . هذ وقد اصبحت فروع فسيولوجيا المحاصيل في السنوات التي تلت طبع ذلك الكتاب أكثر وضوحاً واستخداماً لذا فان هذا الكتاب قد طبع تحت عنوان فسيولوجيا نباتات المحاصيل . إن المساهمة الفريدة لعلم الحقليات المتمثل بأقسام المحاصيل الحقلية والتربة والبيئة تتأتى من تكامل ودمج الظواهر البيولوجية والكيمياوية والفيزياوية في أنظمة ادارية مفيدة في انتاج المحاصيل . هذا علماً أن العالم البيولوجي يستمر في التأكيد عل البيولوجي الجزئي (the reductionist approach) . ويبقى الزاماً على علماء الحقليات وعلماء فسيولوجيا المحاصيل العمل على دمج المعلومات لتكوين مستويات جديدة من المعلومات والمعرفة لتطوير أنظمة لحل المشاكل التي تواجههم بالتعاون مع البيولوجيين والكيمياويين والباحثين في الاقسام العلمية الاساسية الاخرى .

لقد عالجنا المواضيع بصيغة تختلف عن التنظيم التقليدي على أساس المحاصيل وبدلاً من ذلك كان التأكيد منصباً على المفاهيم الفسيولوجية والعوامل المؤثرة على العمليات الايضية والنمو والتكاثر . وقد أعطيت أمثلة على نباتات المحاصيل كجزء أساسي للمناقشة . وكان من الواجب تشخيص الاسس الرئيسية التي يمكن تطبيقها على الانواع . وقد استخدمت المصطلحات في مستوى متوسط من التوضيح لاجل تسهيل قراءة وفهم طلبة الدراسات الاولية في درس فسلجة المحاصيل المتقدم ، وكذلك لتوفير مصدر مدخل الى فسيولوجيا المحاصيل لطلبة الدراسات العليا .

لذا فان لهذه المناقشة هدفين أساسيين : الاول ، تطوير وفهم الاسس المهمة المستخدمة في تطبيق زراعة نباتات المحاصيل . والثاني تطوير القابلية لاستعمال هذه الاسس في استراتيجيات الانتاج .

وقد طور هذا **التوجه نحو فسيولوجيا المحاصيل في** ورقة عمل أعدت من قبل **Frank Gardner** و **Roger Mitchell)** **سنة ١٩٦٣** في الطبعة الاولى لكتاب زراعة ونمو المحاصيل . وفي هذه الطبعة قام **F. Gardner** بدور رئيسي في إعادة كتابة هذا الكتاب وساهم **Brent Pearce** **بشكل مكثف** في توسيع أفق فسيولوجيا المحاصيل .

المحتويات

الصفحة

الفصل الأول
التمثيل الضوئي ٩

الفصل الثاني
تثبيت الكاربون بواسطة الكساء الخضري للمحاصيل ٥٣

الفصل الثالث
النقل والتوزيع (التقسيم) ٩٧

الفصل الرابع
علاقات الماء ١٢٣

الفصل الخامس
التغذية المعدنية ١٥٧

الفصل السادس
تثبيت النايتروجين بايولوجياً ٢١١

الفصل السابع
تنظيم نمو النبات ٢٤٩

الفصل الثامن ٢٩٧
النمو والتكوين

الفصل التاسع ٢٢٩
البذور والانبات

الفصل العاشر ٣٨٣
نمو الجذور

الفصل الحادي عشر ٤٢١
النمو الخضري

الفصل الثاني عشر ٤٦١
الازهار والاثمار



التمثيل الضوئي

Photosynthesis

ان الزراعة اساساً عبارة عن نظام لاستثمار الطاقة الشمسية من خلال عملية التمثيل الضوئي . ويعد التمثيل الضوئي المصدر الرئيسي للطاقة المستخدمة من قبل الانسان وهو تجهز الطاقة في غذائه وغذاء حيواناته وكذلك الوقود المستخدمة في تشغيل المعامل والكثير من المكائن الصناعية . ان دراسة فسلجة المحاصيل تقودنا الى اكتشاف ان حاصل نباتات المحاصيل يعتمد بصورة رئيسية على حجم وكفاءة التمثيل الضوئي . وان جميع عمليات ادارة ورعاية المحصول تبداء من هذا الافتراض . وبما ان التمثيل الضوئي هو الركيزة الاساسية لانتاج المحاصيل فمن الضروري فهم جاهزية الطاقة للقيام بهذه العملية . وكذلك معرفة وفهم تفاعل الخواص التشريحية والعمليات الكيموحيوية في النبات التي تعمل على امتصاص وخزن الطاقة الشمسية .

الضوء المستخدم في التمثيل الضوئي

الخواص

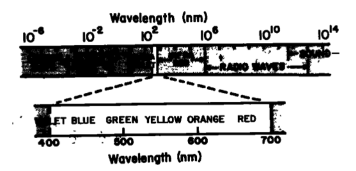
يعتبر الضوء المرئي مصدر الطاقة المستخدمة من قبل النبات في عملية التمثيل الضوئي (شكل ١ ــ ١) . وللطاقة الضوئية خواص مميزة يمكن توضيحها من خلال نظريتين ذات علاقة مع بعضها هي نظرية الموجات الكهرومغنيطيسية *electromagnetic wave theory* ونظرية الكوانتم quantum theory . وتنص نظرية الموجات الكهرومغنيطسية بان الضوء ينتقل خلال الغطاء على شكل موجات . ويطلق على عدد الموجات المارة بنقطة معينة في فترة زمنية معينة بالتردد *frequency*

$$v = c/\lambda$$

حيث أن υ = التردد (طول الموجات / ثانية) .

c = سرعة الضوء (٣ × ١٠^١٠ سم / ثانية) .

λ = طول الموجة الضوئية .

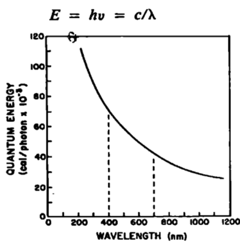


شكل (١ ـ ١) طاقة اشعاع الطيف . الفوتونات في المدى ٤٠٠ ـ ٧٠٠ تستعمل في التمثيل الضوئي

وعندتقسيم سرعة الضوء على التردد نحصل على طول الموجه الضوئية .

أما نظرية الكوانتم فانها تنص على أن الضوء ينتقل في حزم على هيئة دقائق تدعى فوتونات *photons* وتسمى الطاقة المَوجودة في الفوتون الواحد بالكوانتم *quantum* . وبما أن الطاقة الموجودة في الفوتون الواحد تتناسب مع التردد . لذا فيمكن التعبير عن الكوانتم بطول الموجه وان الطاقة بالفوتون الواحد تتناسب عكسيا مع طول الموجه (شكل ١ ـ ٢) .

$$E = h\upsilon = c/\lambda$$



شكل (١ ـ ٢) طاقة الفوتونات باطوال موجات مختلفة . وتبين الخطوط المتقطة الحدود الدنيا والعليا لاطوال الموجات التي يمكن ان تحدث التمثيل الضوئي

حيث أن E = طاقة الفوتون (كوانتم)
h = ثابت بلانك (٦٦٢ × ١٠^-٧ إرج / ثانية)
c = سرعة الضوء (٣ × ١٠^١٠ سم / ثانية)
λ = طول الموجة الضوئية

يعد تفاعل الضوء في التمثيل الضوئي نتيجة مباشرة لامتصاص الفوتونات بجزئيات الصبغة مثل صبغة الكلوروفيل. هذا ولاتحوي جميع الفوتونات على مستوى الطاقة المطلوب لاثارة صبغات الورقة . ان الفوتونات الواقعة في المجال الاعلى من ٧٦٠ نانوميتر nm لاتملك الطاقة اللازمة لاثارة الصبغات بينما الفوتونات الواقعة في المجال الاقل من ٣٩٠ نانوميتر nm **تحوي على طاقة** كبيرة جداً أكثر من حاجة الصبغات للاثارة لذا فانها **تسبب تحلل وتلف الصبغات وان الفوتونات** الواقعة بين ٣٩٠ ـ ٧٦٠ نانوميتر **(المطابقة للضوء المرئي) هي التي تكون** فقط حاوية على مستوى الطاقة **المناسبة للقيام بعملية التمثيل الضوئي** .

وبما ان **اثارة الصبغات هي نتيجة** مباشرة **للتفاعل بين الفوتون** والصبغة ، لذلك فان قياس الضوء **المستخدم في عملية التمثيل الضوئي يكون عادة** على أساس كثافة تدفق الفوتونات ***Photon flux density*** **بدلاً من الطاقة** .وتعرف كثافة تدفق الفوتونات بانها عدد الفوتونات **على مساحة سطح معين** بوحدة الوقت وبما ان اطوال الموجات الواقعة بين ٤٠٠ و ٧٠٠ نانوميتر **اكثر كفاءة** في التمثيل الضوئي . فان قياس الضوء المستخدم في التمثيل الضوئي يكون عادة على اساس كثافة تدفق الفوتونات ضمن اطوال هذه الموجات (الضوء المرئي) ويطلق على هذه القياسات بالاشعة الفعالة في عملية التمثيل الضوئي photosynthetically radiation(PAR) او كثافة تدفق الفوتونات للتمثيل الضوئي photosynthetic photon flux density (PPFD)

يعرف مصطلح اينشتين ***Einstein* (E)** بأنه عبارة عن مول واحد من الفوتونات . وبهذا فان PAR الاشعة الفعالة في التمثيل الضوئي تقاس على اساس (مايكرو اينشتين / م٢ / ثانية) او بوحدات النظام العالمي (مايكرومول / م٢ / ثانية) .

تأتي الطاقة الشعاعية المتوفرة للتمثيل الضوئي على سطح الارض من الشمس . وان جميع مصادر الطاقة المستخدمة من قبل الانسان بشكل مباشر او غير مباشر ناتجة من الطاقة الضوئية . ماعدى الطاقة الذرية واحتمال الطاقة الحرارية في باطن الارض . وتعتبر الشمس المصدر الوحيد للطاقة لنمو وتطور النبات .

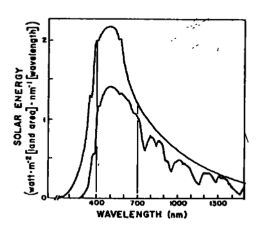
ان الشمس جسم اسود مشع . ونسبة الى قانون Wein فان اطوال الموجات العالية تتناسب عكسيا مع حرارة الجسم وان

اقصى $\lambda = ٢,٨٨ \times ١٠^{٦} K$

حيث ان ($٢,٨٨ \times ١٠^{٦}$) ثابت Wein و K تمثل درجة الحرارة ويعتقد بأن درجة حرارة الشمس K = ٠٧٥ . لذا فان

الحد الاقصى لاطوال المُوجات $= \frac{٢,٨٨ \times ١٠^{٦}}{٥٧٥٠٠}$ = ٥٠٠ نانوميتر (الضوء الاخضر) .

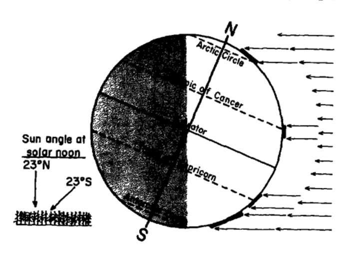
لذلك فان طيف الاشعاع الشمسي يملك ذروه في طول موجة مقدارها ٥٠٠ نانوميتر (شكل ١ـ ٣) وهكذا فان النباتات تكيفت للاشعاع الشمسي بسبب ان الضوء المرئي visible light لاطوال الموجات بين ٤٠٠ و ٧٠٠ نانوميتر يطابق ٤٤ ـ ٥٠ ٪ من الاشعاع الشمسي الكلي الداخل الى الغلاف الجوي للارض .



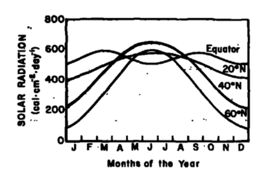
شكل (١ـ ٣) الطاقة عند اطوال موجات مختلفة من الاشعاع الشمسي في منتصف النهار . يمثل الخط العلوي الطاقة فوق الجو المحيط بالكرة الارضية مباشرة ويمثل الخط السفلي الطاقة التي تصل الى سطح الارض .

الثابت الشمسي *solar constant* يساوي ٢ سعره / سم٢ / دقيقة (١٣٩٥ واط / م٢) . وهي كمية الطاقة المستلمة على سطح مستوى عمودي على اشعة الشمس ومباشرة خارج الغلاف الجوي للارض . وينخفض مستوى الاشعاع الشمسي عند مروره خلال الغلاف الجوي للارض بسبب امتصاص وبعثرة الاشعة . وينخفض الاشعاع الشمسي عند سطح الارض عندما يكون ذلك السطح عمودي على اشعة الشمس من ٢ الى ١،٤ و ١،٧ سعره / سم٢ / دقية في يوم صاح .

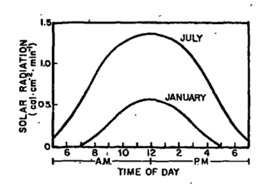
ويوضح شكل (١ـ ٤) المحور الذي تدور حوله الشمس وعلاقة ميله مع الشمس . لذا فان الدورات الفصلية (شكل ـ ٥) والدورات اليومية **diurnal** (شكل ١ ـ ٦) للاشعاع الشمس يتحكم بها بدرجة رئيسية خطوط العرض **latitude** وبسبب تأثير خطوط العرض هذه . فان العوامل التالية تؤثر على كمية الاشعاع الشمسي المستلم في يوم واحد :ـ



شكل (١ ـ ٤) علاقة الارض بالشمس في ٢٢ حزيران . تكون الارض بزاوية مقدارها ٢٣ درجة باتجاه الشمس لذا فان الايام في نصف الكرة الشمالي تكون اطول والايام في نصف الكرة الجنوبي تكون اقصر من ١٢ ساعة . ويكون القطب الشمالي ذو اضاءة شمسية ثابتة (اساسا من الافق) . ويكون القطب الجنوبي خالي من اشعة الشمس المباشرة . وتكون الشمس بزاوية مقدارها ٩٠ درجة مع الافق وقت الظهيرة في مدار السرطان وفقط ٤٥ درجة في مدار الجدي . هذا وتنعكس هذه الحالة في ٢٢ كانون اول عندما يكون القطب الجنوبي زاوية مقدارها ٢٣ درجة مع الشمس .



شكل (١ ـ ٥) الاختلاف الموسمي في طاقة الاشعاع الشمسي في خطوط عرض مختلفة في ايام عديمة الغيوم



شكل (١ ـ ٦) الاختلاف اليومي في طاقة الاشعاع الشمسي في ايام خالية من الغيوم عند خط عرض ٤٢ درجة شمالا في الصيف والشتاء .

١ ـ زاوية أشعة الشمس الساقطة على الموقع . عندما تكون زوايا الاشعاع الشمسي الساقطة صغيرة من الوضع العمودي مع سطح الارض فان الضوء ينتشر فوق مساحة ارض كبيرة وبذلك يقل مستوى الضوء بوحدة مساحة الارض .

٢ ـ طول النهار .

٣ ـ كمية الغلاف الجوي الذي يمر خلاله الاشعاع كدالة لزاوية اشعة الشمس . فإذا كانت زاوية الشمس ٩٠ درجة فان عدد الغلاف الجوي الذي يجب ان يمر خلاله الضوء يساوي واحد . وعند زاوية ٦٠ درجة يساوي ٢ وعند زاوية ٣٠ يساوي خمسة أغلفة جوية .

٤ ـ عدد الجزيئات في الغلاف الجوي (جزيئات الغبار والماء المكثف مثل الضباب والغيوم وفي الكثير من المناطق الاستوائية يصل سطح الارض في المواسم الممطرة التي تهب فيها رياح موسمية monsoon ضوء اقل بكثير من مواسم الجفاف الخالية من الغيوم .

٥ ـ عوامل ثانوية، اخرى كتباين (تقلب) الاشعة الشمسية الساقطة والمسافة بين الارض والشمس وقدرة الارض على عكس الاشعة الممتصة خلال اليوم من قبل سطح المحصول .

ان ٧٥ ـ ٨٥٪ من الاشعاع الشمسي يستعمل بتبخير الماء و ٥ ـ ١٠٪ يستعمل كطاقة مخزونة و ٥ ـ ١٠ ٪ يستعمل كحرارة متبادلة مع الغلاف الجوي بعمليات الحمل الحراري، ١ ـ ٥ ٪ يستعمل بالتمثيل الضوئي .

وحيث ان اقصى مستوى من الاشعاع الشمس يحدث في حزيران وتموز فوق القسم الشمالي من نصف الكرة الارضية hemisphere . لذا فقد يتوقع الانسان العادي بان الزراعيين يجعلوا ،محاصيلهم تكون ذروة نموها بذلك الوقت (مثلا جعل مرحلة امتلاء الحبوب في الذرة البيضاء في ذلك الوقت) .

ومع ذلك ، فقد تكون فرصة استغلال دروة الاشعاع هذه محددة بحواجز درجات الحرارة الموسمية . وكذلك حقيقة ان اغلب المحاصيل تتكون من بذور صغيرة او اعضاء صغيرة اخرى قبل انتاج الحاصل الاقتصادي *economic yield* (الجزء المحصود من المادة الجافة) . وان التحدي الذي يواجه علماء فسلجة المحاصيل ومربي النبات هو استنباط محاصيل (اصناف) وكذلك تطبيقات خدمة المحصول لكي يمكنها من وضع المحصول في دروة النمو المناسبة للاستفادة القصوى من ذروة الاشعاع .

اجهزة التمثيل الضوئي The Photosynthetic Apparatus

تفاعل الضوء LIGHT REACTION

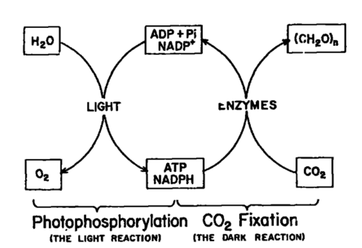
لقد سهل المجهر الالكتروني مشاهدة البلاستيدة الخضراء chloroplast عن قرب وهي جهاز التمثيل الضوئي في النبات . والتي هي عضيات تشبه العدسة lens-shaped ويتراوح قطرها من ١ ـ ١٠ مايكروملميتر . وفيها منطقتين مميزتين : (١) الاغشية *lamellae*

وتشمل على اغشية الحشوة (السدى) stroma lamellae وهي اغشية مزدوجة ، واغشية الكرانا او البذيرات (الحبيبات) grana lamellae وهي عدد من الاغشية المتراصة فوق بعضها . هذا وان كلاهما مناطق مركزة من صبغات التمثيل الضوئي . (٢) الحشوة *stroma* وهي منطقة سائلة قليلة يحدث فيها اختزال ثاني اوكسيد الكاربون (تفاعل الظلام) (شكل ١ ـ ٧) . ويحدث تحويل الطاقة



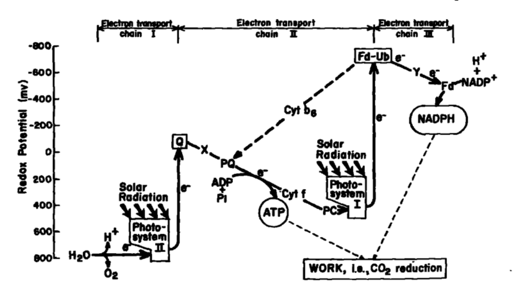
شكل (١ ـ ٧) يبين البلاستيدة الخضراء في الجت وهي مكبرة (٦٤,٥٠٠ مرة). **S** الحشوة **GL** اغشية الكرانا او البذيرات SL اغشية الحشوة (السدى) SG حبيبة نشاء .

الضوئية الى طاقة كيمياوية (الفسفرة الضوئية (photophosphorylation) في الاغشية ويشمل على أكسدة الماء واختزال نيكوتين أميد أدينين داي نيكلتيد فوسفات nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH) وفسفرة ادنيوزين ثنائي الفوسفات (ADP) الى أدنيوزين ثلاثي الفوسفات adenosine triphosphate (ATP) شكل (١ ـ ٨) . ويعد الـ NADPH اقوى مركب مختزل في النظام البايولوجي (مستقبل للالكترونات ومجهز لايونات الهيدروجين) . والـ ATP مشابهة له مع طاقة جاهزة في النظام البايولوجي ، وعند ازالة مجموعة فوسفات من الـ ATP تتحرر او تطلق الطاقة ايضاً . وتتصل الفوسفات المزالة مع بعض الجزيئات (الفسفرة *phosphorylation* بالطاقة المطلقة او المتحررة . وبذلك ترفع طاقة الجزئية وتسمح بدخولها بتفاعلات كيمياوية اخرى ويتطلب النبات كل من الـ NADPH والـ ATP لتحويل ثاني اوكسيد الكاربون الى جزيئات عضوية .

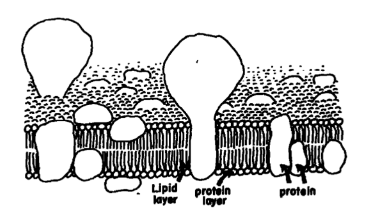


شكل (١ ـ ٨) تفاعل الظلام والضوء اللذان يكونان التمثيل الضوئي . تسري الطاقة من الضوء (الاشعاع) الى مركبات وسطية عالية الطاقة ATP و NADPH ثم الى طاقة دائمة على هيئة اواصر تربط ذرات الكاربون في الجزيئات العضوية .

ان نظام نقل الالكترونات مفهوماً بصورة جيدة (شكل ١ ـ ٩) . ويوجد مركزين للتفاعل والتي فيها تمتص الفوتونات وتستعمل لتسيير النظام . وتحوي مراكز التفاعل هذه على جزيئات صبغ عديدة . وعندما تمتص الصبغة الفوتون كالكلوروفيل والكاروتين ، فان الطاقة ترفع الالكترون (e^-) من حالة الطاقة المنخفضة (حالة الخمود energy state الى حالة الطاقة العالية (حالة الاثارة excited state . وفي حالة الاثارة هذه تستطيع/جزيئة الصبغة منح donate واستقبال accept الالكترونات في جزيئات اخرى . ويعمل النظام الضوئي الثاني Photosystem II على ازالة الالكترونات من جزئيات الماء ، وتستقبل هذه لالكترونات مادة اطلق عليها .Q . ويستعمل النظام الضوئي الاول Photosystem I طاقة اكثر من الفوتونات الممتصة ، ويساعد على ازالة الكترونات من Q وهذه تقدم الطاقة المطلوبة للفسفرة الضوئية (تكوين ATP واختزال الـ $NADP^+$ (شكل ١ ـ ٩) . وتعد الاغشية lamellae الموجودة في البلاستيدات الخضراء اغشية متخصصة تحوي على صبغات وبروتينات ومواد دهنية تساعد في نقل الالكترونات (شكل ١ ـ ١٠) .

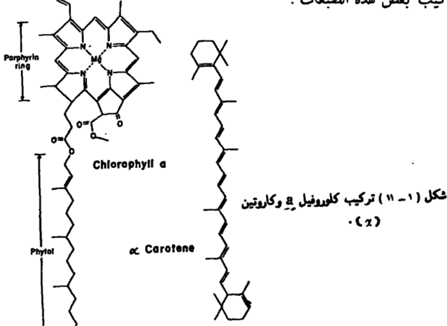


شكل (١ ـ ٩) مخطط الطاقة لنظام انتقال الالكترونات في التمثيل الضوئي على اساس جهد الاكسدة ـ الاختزال القياسي . ترتبط سلاسل انتقال الالكترونات الاولى (I) والثالثة (III) بالسلسلة المركزية (II) بين مستقبل الالكترونات الاولي للنظام الضوئي الاولي والنظام الضوئي الثاني التي تسبب فسفرة الـ ADP الى ATP . ويتم سريان الالكترونات غير الدائري في كلا النظامين إبتداً من الماء وانتهاءً بالـ NADPH اما سريان الالكترونات الدائري فيتم في النظام الضوئي الاول (الخط غير المتقطع) الذي يتم بمساعدة سايتوكروم b_6 ويؤدي الى انتاج الـ ATP في سلسلة إنتقال الالكترونات في النظام الثاني .



شكل (١ ـ ١٠) أغشية البلاستيدات تغلف الطبقة الدهنية lipid الداخلية طبقة بروتين خارجية في كلا الجانبين . ويحوي الغشاء على انزيمات مركبات التمثيل الضوئي الاخرى .
وتتواجد الصبغات في الطبقة الدهنية مع مجموعة قطبية (مثل حلقة البورفرين porphyrin ring في الكلوروفيل) المرتبطة بطبقة البروتين . ويمتص الضوء بصبغات الاغشية الموجودة في غشاء الصفيحة lamella مسبباً انتقال الالكترون ومنحدر تدرج الفوتون مؤدياً الى حصول فسفرة الـ ADP الى ATP واختزال الـ $NADP^+$ الى NADPH

تحوي صبغات اغشية البلاستيدة علىنوعين من الكلوروفيل a و b ونوعين من الصبغات الصفراء والبرتقالية والتي شخصت بانها كاروتنويدات *carotenoids* (كاروتينات *carotenes* وزنثوفيلات *xanthopylls* . ويبين شكل (١ ـ ١١) تراكيب بعض هذه الصبغات .

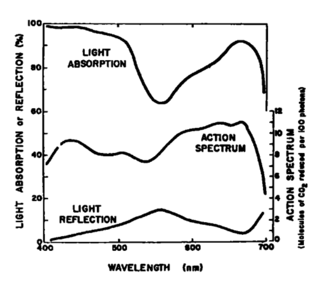


شكل (١ ـ ١١) تركيب كلوروفيل a وكاروتين (α) .

وقد اوضحت التجارب بان حلقة البورفيرين ***porphyrin ring*** في الكلوروفيل مرتبطة مع مركبات البروتين في الاغشية ومن المحتمل بان ذيل الفايتول phytol tail والكاروتينات الكارهة للماء hydrophobic مرتبطة مع دهن داخلي في الاغشية . وتعمل الكاروتينات كصبغات جانبية في امتصاص الضوء . هذا وان بعضها غير فعال اما البعض الاخر فيقوم بنقل الالكترونات المثارة الى الكلوروفيل ومن نظام ضوئي الى اخر . وهي ظاهرة تسمى تاثير امرسون Emerson effect هذا علاوة على قدرتها في تقليل معدل تلف الكلوروفيل الضوئي (Anderson 1975) .

ومن خلال التكيف يمتص الكلوروفيل وصبغات الورقة الاخرى طيف الضوء المطابقة للضوء المرئي لعين الانسان . ان الضوء الممتص من قبل الورقة يختلف الى حدما عن الضوء الممتص من قبل الكلوروفيل في الايثر ether .

ويبين شكل (١ ـ ١٢) كفاءة الكوانتم ***quantum efficiency*** (عدد المولات المختزلة من ثاني اوكسيد الكاربون لكل مول من الفوتونات) لاوراق الفوصوليا من ٨ ـ ١٢ ٪ باستخدام ضوء احادي اللون mono chromatic light (طول موجه فردية) من ٤٠٠ ـ ٧٠٠ نانوميتر . ويعد الضوء الاحمر اكثر كفاءة من الالوان الاخرى يليه اللون الازرق . واللون الاخضر اقلها كفاءة ولا يوجد تغاير كبير بين



شكل (١ ـ ١٢) امتصاص وانعكاس الضوء في اوراق الفوصوليا مقارنة مع فعالية الطيف
(Balegh and Biddulph 1970)

عمل الطيف وامتصاص الاوراق له من ٤٠٠ ـ ٧٠٠ نانوميتر كما نتوقع عند النظر الى الاختلاف في امتصاص صبغات الورقة الفردية .

ان مستقبلات Acceptors ومانحات donors الالكترون غير الصبغية مرتبطة مع بروتينات الاغشية . وتعد السايتوكرومات *cytochromes* احد هذه المركبات وهي بروتينات ذات حلقات بروفيرين مشابهة الى الكلوروفيل . الا ان العنصر المعدني الوسطي هو الحديد (Fe) وليس المغنيسيوم الذي يمنح او يستقبل الالكترون . وفي بعض المركبات الاخرى يكون النحاس (Cu) هو العنصر المانح او المستقبل للالكترون .

$$e^- + Cu^{++} = Cu^+$$
$$e^- + Fe^{+++} = Fe^{++}$$

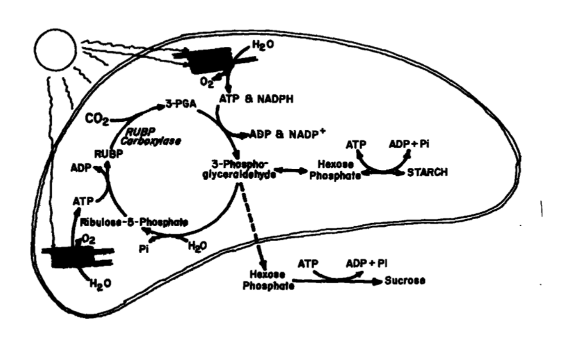
تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون CARBON DIOXIDE FIXATION

تعتمد الزراعة على حاصل او وزن منتجات المحاصيل . وحيث ان الوزن المحصود يحسب عادة على اساس محتوى رطوبي معين . لذا فان الحاصل يعادل حاصل المادة الجافة للنبات ، وهي التوازن بين امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون (التمثيل الضوئي) واطلاق ثاني اوكسيد الكاربون (التنفس) . يمثل التنفس لاغلب انواع المحاصيل خلال النمو اليومي تحت البيئة الزراعية ٢٥ ـ ٣٠ ٪ من التمثيل الضوئي الكلي . لذا فان الوزن الجاف للنبات يزداد . وعندما يكون التنفس اكثر من التمثيل الضوئي يفقد النبات الوزن الجاف ويمكن ملاحظة ذلك بوضع النبات في الظلام ومنع التمثيل الضوئي .

تحول تفاعلات الضوء الطاقة الضوئية طاقة كيمياوية في مركبات الـ NADPH و ATP ولوقت قصير . ثم تستعمل هذه المركبات لاختزال ثاني اوكسيد الكاربون الى مركبات عضوية ثابتة والتي فيها ينتج وزن النبات الجاف .

تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في انواع ثلاثة الكاربون

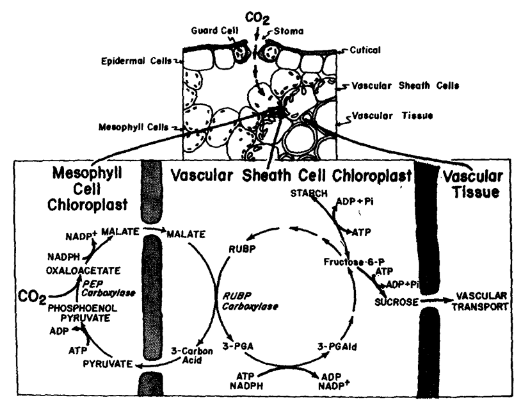
ان مسار الكاربون في التمثيل الضوئي الذي يشكل اساس معلوماتنا في الوقت الحاضر قد قام به العالم Calvin وزملائه (Bassham and Calvin 1957) ويوضح شكل (١ــ ١٣) مخطط لدورة كالفن للتمثيل الضوئي . يتم تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في دورة كالفن بمساعدة أنزيم ribulose bis-phosphate carboxylase. (RuBP) ويلاحظ بأن الـ ATP المنتج بعملية الفسفرة الضوئية يستعمل لتحويل ribulose-bi-phosphate الى RuBP (شكل ١ ــ ١٣) . وبعد تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون يقوم الـ ATP مع NADPH من عمليات تفاعل على الضوء في تغير 3-phosphoglyceric acid (3-PGA) الى 3- phosphoglyceraldehyde (3-PGald) . تسمى الانواع التي تسلك هذا المسار بثلاثية الكاربون C_3 species بسبب ان الناتج الاولي في عملية التمثيل الضوئي الذي يمكن قياسه باستخدام ثاني اوكسيد الكاربون المشع ($^{14}CO_2$) يحوي على ثلاث جزيئات من الكاربون .



شكل (١ــ ١٣) دورة كالفن ، مثالاً على تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون كما يحصل في نباتات ثلاثية الكاربون C_3

تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في انواع رباعية الكاربون

منذ سنة ١٩٥٤ الى ١٩٦٦ اعتبرت دورة كالفن بانها المسار الوحيد لتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في النباتات الراقية . الا ان اعمال Hatch و Slack (1966) في استراليا وفرت دلائل تفصيلية على وجود مسار آخر لتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في بعض الانواع ويثبت ثاني اوكسيد الكاربون في هذا المسار بمساعدة انـزيم phosphoenol pyruvate carboxylase (PEP) . ويلاحظ فـي شـكل (١ ـ ١٤) بـأن الـ ATP المنتج بعملية الفسفرة الضوئية يستعمل لتحويل البايروفيت pyruvate الى PEP . وتتم عملية كربكسلة مركب PEP وهو يتكون من ثلاثة جزيئات كاربون الى ثلاثة حوامض رباعية الكاربون (aspartate , malate, oxaloacetate) وتنتقل هذه الاحماض الاربعة الى خلايا غلاف الحزمة vascular sheath وتتحول هناك الى بايروفيت pyruvate وعند تحويل هذه الاحماض الى بايروفيت تتحرر جزيئة كاربون وهذه تتحول باضافتها



شكل (١ ـ ١٤) حركة وتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في نباتات رباعية الكاربون C_4

اما الى RuBP او الى مركب ثاني اوكسيد الكاربون لتكوين مركب 3-PGA بمساعدة انزيم RuBP carboxylase وبعد انتاج مركب 3-PGA يبداء عمل دورة كالفن . وتسمى الانواع التي يثبت فيها ثاني اوكسيد الكاربون بمسار Hatch و Slack بانواع رباعية الكاربون C_4 species بسبب ان الناتج الاولي في عملية التمثيل في خلايا النسيج الوسطي mesophyll يتكون من اربعة جزيئات كاربون .

مقارنة انواع C_3 و C_4

توجد أختلافات عديدة بين انواع ثلاثية ورباعية الكاربون

١ ـ **الاختلافات التشريحية** (يسمى تشريح ورقة انواع رباعية الكاربون تشريح الضفيرة (*Kranz anatomy*.)

أ ـ تحوي انواع رباعية الكاربون على البلاستيدات الخضراء في غلاف الحزمة الوعائية بينما لاتحوي هذه الخلايا على البلاستيدات الخضراء في نباتات ثلاثية الكاربون

ب ـ تكون البلاستيدات الخضراء في خلايا النسيج الوسطي لانواع ثلاثية ورباعية الكاربون (وهي تتكون من غشائين خارجيين وبذيرات grana متطورة جداً)
الا انهما يختلفان كثيراً من الناحية الكيموحيوية . يثبت ثاني اوكسيد الكاربون في انواع ثلاثية الكاربون بأنزيم RuBP carboxylase وتتم دورة كالفن ويتراكم النشاء (شكل ١ ـ ١٣) . ويثبت ثاني اوكسيد الكاربون في انواع رباعية الكاربون بانزيم PEP carboxylase الذي يكون احماض رباعية الكاربون التي تنتقل الى خلايا غلاف الحزمة الوعائية . هذا ويتكون ألنشاء في خلايا النسيج الوسطي هذه وتتكون احماض رباعية الكاربون فقط .

ح ـ تختلف البلاستيدات الخضراء الموجودة في خلايا غلاف ألحزمة الوعائية في انواع رباعية الكاربون تشريحياً . فهي اكبر وفيها بذُيرات grana اقل تطورا من بلاستيدات خلايا النسيج الوسطي . وبما ان دورة كالفن تتم في هذه الخلايا لذا فانها تخزن النشـاء

٢ ـ يعد انزيم PEP carboxylase ذو قوة جذب اقوى لثاني اوكسيد الكاربون من انزيم RuBP carboxylase لذلك فهو يعمل بكفاءة اعلى في تراكيز ثاني اوكسيد الكاربون المنخفضة .

٢ ـ معدلات التمثيل الضوئي في نباتات رباعية الكاربون اعلى مما في انواع ثلاثية الكاربون وخاصة عند شدة الاضاءة العالية (انظر شكل ١ ـ ٢٠) .

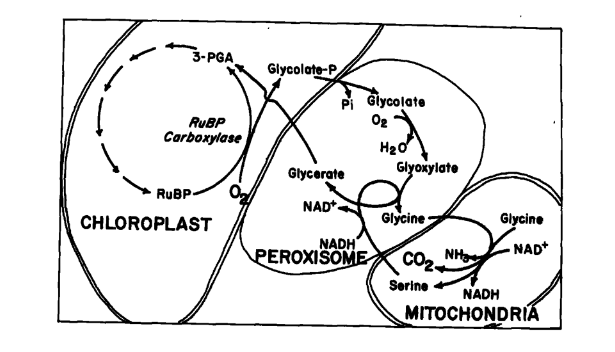
٤ . تستعمل انواع رباعية الكاربون طاقة اكثر من انواع ثلاثية الكاربون في تثبيت جزيئة واحدة من ثاني اوكسيد الكاربون . هذا ولم يتم اثبات هذه النقطة الا انها تبدو محتملة وذلك منْ متطلبات الـ ATP لتكوينPEP

٥ ـ يتواجد انزيم Ribulose bis-phosphate carboxylase بمستويات اقل بكثير في انواع رباعية الكاربون من انواع ثلاثية الكاربون (حوالي ١٠ ٪) . ويبدو ان ثلاثية الكاربون لاتحوي على انزيم PEP carboxylase

٦ ـ توجد اختلافات في تكيف الانواع بأختلاف اليات تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون وتعد انواع ثلاثية الكاربون متكيفة الى الظروف البـاردة او الرطبة الحارة او الرطبة بينما انواع رباعية الكاربون متكيفة للظروف الحارة او الجافة او الرطبة .

٧ ـ ان العامل الرئيسي المؤدي الى زيادة كفاءة التمثيل الضوئي في انواع رباعية الكاربون هو انعدام او انخفاض التنفس الضوئي *photorespiration* بدرجة كبيرة (وهو التنفس بوجود الضوء) . ويؤدي التنفس الضوئي الى فقدان ثاني اوكسيد الكاربون في الانسجة القائمة بالتمثيل الضوئي وهو المصدر الرئيسي لتحرير او اطلاق ثاني اوكسيد الكاربون في انواع ثلاثية الكاربون بوجود الضوء . ويحدث كناتج عرضي في دورة كالفن (شكل ١ ـ ١٥) وبما ان انزيم RuBP carboxylase هو ايضا RuBP oxygenase لذا فان الاوكسجين وثاني اوكسيد الكاربون يتنافسان على انزيم واحد وعلى نفس المركب ribulose bis- phosphate ان التنفس الضوئي غير مهم في نباتات رباعية الكاربون . ويعتقد بان هذا هو العامل الرئيسي الذي يعطي انواع

رباعية الكاربون كفاءة تمثيل ضوئي اعلى من انوع ثلاثية الكاربون . ويعتقد بأن أنواع رباعية الكاربون ذات تنفس ضوئي قليل جداً او معدوم بسبب انتقال حوامض رباعية الكاربون الى خلايا غلاف الحزمة الوعائية التي يكون فيها تركيز ثاني اوكسيد الكاربون عالي والذي يفضل تفاعل انزيم RuBP



شكل (١ ــ ١٥) مسار التنفس الضوئي في خلايا الورقة الاسفنجية لنباتات ثلاثية الكاربون

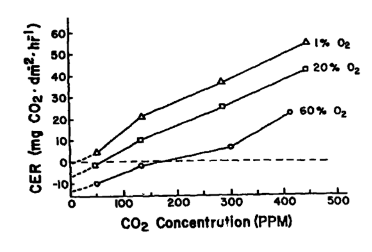
carboxylase على تفاعل انزيم RuBP oxygenase . ومع ذلك ، فان اي تحرر لثاني اوكسيد الكاربون من خلايا غلاف الحزمة الوعائية من المحتمل ان لايترك الورقة بسبب قوة جذب انزيم PEP carboxylase لثاني اوكسيد الكاربون في خلايا النسيج الوسطي ، لذا فلا يمكن قياس التنفس الضوئي الذي يحدث (Goldsworthy، 1970) . ويبدو ان التنفس الضوئي يطلق او يحرر ثاني اوكسيد الكاربون بدون ربط للطاقة المكتسبة للقيام باعمال مفيدة . ويقوم التنفس الضوئي بتوفير مركبات لتمثيل احماض أمينية ويحافظ على دورة الفوسفات اللاعضوية ، والذي قد يكون مفيدا تحت ظروف الاضاءة القليلة ودرجات الحرارة المنخفضة . ويجب استعمال تقنيات خاصة لقياس التمثيل الضوئي هي : ــ

أ ــ امرار هواء خالي من ثاني اوكسيد الكاربون على ورقة بوجود أشعة ضوئية فاذا تحرر او اطلق ثاني اوكسيد الكاربون فهو قياس للتنفس الضوئي (شكل ١ ــ ١٦) .

ب ــ وضع النباتات او الاوراق في اواني محكمة لايدخل اليها الهواء بوجود الضوء سوف يؤدي الى سحب تركيز ثاني اوكسيد الكاربون من الهواء ويصل الى حالة تعادل (تركيز التعويض (compensation concentration) وهو قياس للتنفس الضوئي (شكل ١ ــ ١٦) .

ج ــ اذا وضعت ورقة بصورة مفاجئة في الظلام يتوقف التمثيل الضوئي الا ان التنفس الضوئي سوف يستمر لفترة قصيرة لاستعمال حامض الكلايكولك glycolic acid وهذا يسبب حصول postillumination burst لثاني اوكسيد الكاربون المتحرر اكثر بكثير من تعادل ثاني اوكسيد الكاربون المتحرر في تنفس الظلام dark respiration

د ــ يتطلب تحويل حامض الكلايكولك glycolic الى حامض الكلايوكسلك glyoxylic الى الاوكسجين . فعند انخفاض تركيز الاوكسجين في الهواء من ٢١ ٪ الى ١ ٪ او اقل يتوقف التنفس الضوئي . لذا فان الفرق في التمثيل الضوئي في تركيز ٢١ ٪ و ١ ٪ اوكسجين يعتبر قياس للتنفس الضوئي (شكل ١ ــ ١٦) .



شكل (١ ـ ١٦) معدلات تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في فول الصويا C_3 عند تراكيز مختلفة من ثاني اوكسيد الكاربون والاوكسجين لاحظ بان التنفس الضوئي قريب من الصفر عند تراكيز ١٪ اوكسجين ويزداد بزيادة تركيز الاوكسجين (Hitz 1978)

وكلا النوعين يؤدي الى تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في انواع المحاصيل .

انواع ثلاثية الكاربون	انواع رباعية الكاربون
حشائش الموسم البارد (مثل الحنطة الشوفان الشعير ، الرز ، الشيلم الحشيش الازرق ، فيسكو fescue حشيش برومي)	حشائش الموسم الحار (مثل الذرة الصفراء الذرة البيضاء ، الحشيش السوداني القصب السكري ، الدخن ، حشيش بيرمودا حشائش مروج الموسم الحار)
انواع ذات الفلقتين (مثل البقوليات القطن ، البنجر السكري ، الكتان التبغ ، البطاطا) .	انواع ذات الفلقتين (لاتوجد انواع محاصيل رئيسية الا ان هناك عدد من انواع الادغال مثل (القطيفة) amaranthus - ودغل الخنزير (pigweed)

الايض الحامضي للنباتات العصارية المتشحمه

Grassulation Acid Metabolism Plants

هناك نوع ثالث لتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون تسمى ايض الحامض التشحمي (CAM) crassulation acid metabolism تحدث بالدرجة الرئيسية بالنباتات العصارية *succulent* . وهي ذات اوراق وسيقان لحمية . وان مثل هذه النباتات متكيفة للظروف الجافة حيث يكون النتاج transpiration القليل (تبخر الماء من اسطح النبات ضرورة للبقاء). وتحت ظروف الرطوبة المنخفضة تفتح هذه النباتات ثغورها اثناء الليل لتمتص ثاني اوكسيد الكاربون وتغلقها اثناء النهار لذا فهي تقلل عبء النتح من النبات . وهناك محاصيل قليلة مدجنة ذات مسار CAM وتشمل على الاناناس pineapple والصبار الامريكي *Agave* (السيال sisal) وكمثرى بريكلي .

تثبت انواع CAM ثاني اوكسيد الكاربون الى احماض رباعية الكاربون بمساعدة انزيم PEP carboxylase كما في انواع رباعية الكاربون . فقط انها تحدث اثناء الليل عندما تكون الثغور مفتوحة وتحصل على الطاقة اللازمة من تحلل السكر glycolysis . يسبب الاشعاع الشمسي غلق الثغور وانارة او اشعاع الورقة . وتستعمل طاقة الضوء هذه في دورة كالفن التي تأخذ ثاني اوكسيد الكاربون من الاحماض رباعية الكاربون كما في تفاعل خلايا غلاف الحزمة الوعائية في نباتات رباعية الكاربون . ان البلاستيدات الخضراء في نباتات CAM مشابهة لتلك الموجودة في نباتات ثلاثية الكاربون . وتغير الكثير من انواع CAM في ظروف الرطوبة الملائمة وظيفة الثغور ويصبح مسار تثبيت الكاربون مشابها لانواع ثلاثية الكاربون .

وهكذا فقد طورت نباتات CAM طريقة فسيولوجية بارعة لتقليل فقد الماء والتخلص من الجفاف . وهي احيانا نباتات محاصيل مهمة عندما تكون الرطوبة المتيسرة للمحاصيل قليلة .

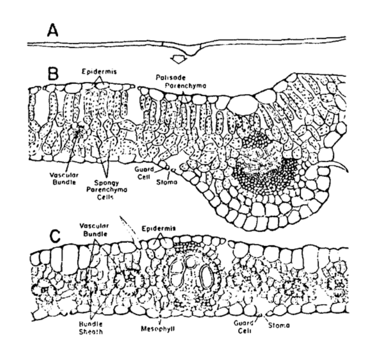
الورقة عضو التمثيل الضوئي

تعد الورقة العضو الرئيسي الذي يقوم بعملية التمثيل الضوئي في النباتات الراقية . وقد طورت الورقة وجهزت بتركيب يتحمل قساوة البيئة اضافة الى توفير امتصاص فعال للضوء وامتصاص سريع لثاني اوكسيد الكاربون للتمثيل الضوئي . وتتصف اوراق اغلب المحاصيل بمايلي :

١ ـ سطح خارجي منبسط كبير .
٢ ـ سطح واقي علوي وسفلي .
٣ ـ وجود ثغور عديدة بوحدة المساحة .
٤ ـ وجود سطح داخلي واسع وفراغات هوائية متصلة مع بعضها .
٥ ـ عدد كبير من البلاستيدات الخضراء في كل خلية .
٦ ـ تقارب الاوعية الناقلة مع خلايا التمثيل الضوئي

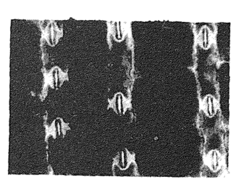
ويمكن ان تتكون الورقة المثالية لتبادل الغازات بسمك خلية واحدة فقط . الا أن قساوة البيئة الطبيعية تتطلب وجود عدة طبقات من الخلايا وسطوح لحمايتها لاجل البقاء .

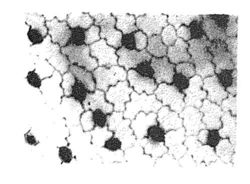
يسمح سطح الورقة الخارجي المنبسط الكبير باعتراض اقصى كمية من الضوء بوحدة الحجم ويقلل المسافة التي يجب أن يمر بها ثاني اوكسيد الكاربون من سطح الورقة الى البلاستيدة الخضراء . وهي حوالي ٠,١ ملم لاوراق أغلب المحاصيل (شكل ١ ـ ١٧) . تعمل البشرة epidermis كحاجز لتبادل الغازات وذلك بسبب



شكل (١ ـ ١٧) مقاطع عرضية للاوراق (A.) مخطط يمثل وريقة الجت . (B.) مقطع عرضي لورقة الجت (من نباتات C_3) . (C.) مقطع عرضي لورقة الذرة الصفراء (من نباتات C_4 . تمثل المناطق الداكنة (السوداء) في الخلايا البلاستيدات .

تغطية خلايا البشرة بطبقة شمعية تسمى الادمة cuticle . ويسمح كل من الادمة والبشرة بأنتقال ومرور الضوء المرئي خلالهما الى داخل الورقة . وتمنع الادمة تبادل الغازات بين الورقة والجو الخارجي وهو مهم لمنع زيادة فقد الماء . ويحدث أغلب تبادل الغازات في الاوراق من خلال الثغور . ويوجد عدد كبير من الثغور على سطح الورقة (١٢ ـ ٢٨١ ثغرة / ملم٢) التي تسمح بأنتشار كبير لثاني اوكسيد الكاربون الى الورقة عند انفتاح الثغور (جدول ١ ـ ١) . تحيط فتحة الثغور خلايا حارسة Guard cells تنظم عملية فتحها وغلقها (شكل ١ ـ ١٨) . ويعتبر غلق الثغور مهما لمنع فقد الماء عندما يكون الماء محدود ، الا أنه بنفس الوقت يقلل من دخول ثاني اوكسيد الكاربون للتمثيل الضوئي . وتنمو أغلب انواع المحاصيل تحت إشعاع شمسي كامل وتحوي على الثغور في جانبي الورقة . وتحوي أغلب نباتات انواع الظل shade species على ثغور في البشرة السفلية *abaxial* epidermis فقط .





شكل (١ ـ ١٨) (يسار) بشرة ورقة البرسيم (ذات الفلقتين) ، (يمين) بشرة ورقة الذرة الصفراء (فلقة واحدة) . يمكن ملاحظة الاختلاف في الخلايا الحارسة وترتيب الحشوة stomata في كلا النوعين .

ويوجد داخل الورقة عدد كبير من خلايا النسيج الوسطي mesophyll cells ومسافات بينية متصلة مع بعضها . ويختلف تشريح ورقة نباتات الفلقتين عن ورقة نباتات الحشائش الا انه ليس هناك دلائل تبين اي من التركيبين اكثر كفاءة في اعتراض الضوء او انتشار ثاني اوكسيد الكاربون . هذا وان الاختلافات التشريحية بين انواع C_3 و C_4 و CAM تؤثر على كفاءة التمثيل الضوئي .

يؤدي وجود عدد كبير من خلايا النسيج الوسطي في الاوراق الى زيادة مساحة السطح الداخلي الكلية (٦ ـ ١٠ مرات بقدر المساحة الخارجية) مما يسمح لثاني اوكسيد الكاربون بملامسة جدران خلايا اكثر. وتسمح المسافات البينية بأنتشار سريع لثاني اوكسيد الكاربون من الثغور الى اسطح الخلايا.
يكون مسار ثاني اوكسيد الكاربون الى الورقة من الثغور ثم الى جدران الخلايا، حيث يذوب بالماء ثم ينتشر الى اللاستيدات الخضراء ويكون بسبب انحدار التدرج المتكون بتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون.

تحوي اغلب خلايا النسيج الوسطي على عدد كبير من البلاستيدات الخضراء (٣٠ ـ ١٠٠ بلاستيدة / خلية) التي يتم فيها تفاعل الضوء والتمثيل الضوئي. وعند تعرض الضوء للورقة تتجمع عادة البلاستيدات على جانب جدار الخلية، مهيئة نفسها لاعتراض اغلب الضوء تحت الظروف المعتمة او احيانا لاعتراض اقل ضوء تحت ظروف الاضاءة العالية. ويساعد وجود البلاستيدات الخضراء بالقرب من جدران الخلايا على انتشار ثاني اوكسيد الكاربون السريع من جدران الخلايا الى البلاستيدات الخضراء.

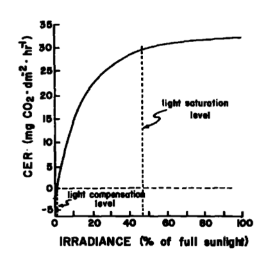
ان خلايا الورقة ليست بعيدة عن النسيج الوعائي الذي يسمح بانتقال سريع للماء والعناصر الغذائية الى خلايا التمثيل الضوئي ونواتج التمثيل الضوئي من الخلايا ومن الورقة (شكل ١ ـ ١٧). ويؤدي تقليل حركة او انتقال المواد الاولية الى البلاستيدات الخضراء او النواتج من البلاستيدات الخضراء الى خفض معدل التمثيل الضوئي.

العوامل الضروية للتمثيل الضوئي

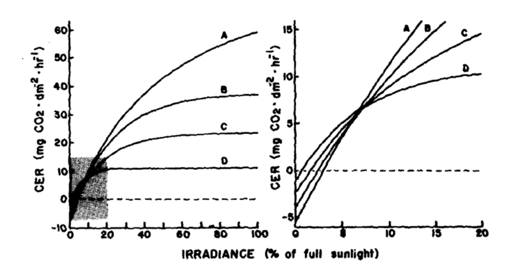
يعتبر الضوء وثاني اوكسيد الكاربون ودرجة الحرارة العوامل المباشرة التي تؤثر على التمثيل الضوئي، وسوف تناقش في هذا الفصل. كما يؤثر كل من الماء والعناصر المعدنية على التمثيل الضوئي ايضا وسوف تناقش بالتفصيل في الفصول القادمة.

الضوء

سبق وان تم شرح استغلال الضوء من قبل اسطح الورقة . وان منحنيات استجابة الضوء للورقة موضحة في شكل (١ ـ ١٩) وشكل (١ ـ ٢٠) . ان عدم وجود الضوء يعني عدم وجود تنفس الظلام . والذي يمثل بالنسبة للورقة ٥ ـ ١٠ ٪ من ثاني اوكسيد الكاربون الممتص بوجود الضوء . ويؤدي زيادة الضوء بصورة تدريجية الى زيادة التمثيل الضوئي الى مستوى التعويض الضوئي ***light compensation level*** وهو مستوى الضوء الذي يتعادل فيه ثاني اوكسيد الكاربون الممتص مع ثاني اوكسيد الكاربون المتحرر (معدل تبادل الكاربون carbon exchange rate ، CER = صفر) . وعند استمرار زيادة مستوى الضوء تحصل زيادة اقل في معدل تبادل الكاربون لكل زيادة في وحدة مستوى الضوء حتى الوصول الى مستوى الاشباع الضوئي ***light saturation level*** .



شكل (١ ـ ١٩) منحنى استجابة الضوء لمعدل تبادل ثاني اوكسيد الكاربون (CEH) في ورقة النفل الاحمر (ثلاثية الكاربون) .



شكل (١ـ ٣٠) منحنيات مثالية لاستجابة الضوء لانواع مختلفة . الشكل الى اليمين يمثل المنطقة المظللة في الشكل الى اليسار (A) انواع رباعية الكاربون (الذرة الصفراء والبيضاء والقصب السكري) . (B) انواع الشمس ثلاثية الكاربون كفؤة (فول صويا والقطن والجت) (C) انواع الشمس ثلاثية الكاربون اقل كفاءة (التبغ، النفل الا حمر ، حشيش البساتين) . (D) انواع الظل ثلاثية الكاربون (الاشجار الخشبية . نباتات الظل) .

وان اية زيادة في مستوى الضوء بعد هذا المستوى سوف لاتؤدي الى زيادة معنوية في معدل تبادل الكاربون . لذلك فان الاوراق تكون اكثر كفاءة في استخدام طاقة الضوء بمستويات الاشعاع المنخفض .

ان الانواع تختلف في استجابتها لمستويات الاضاءة . وتستطيع اغلب نباتات رباعية الكاربون (شكل ١ـ ٢٠ ، منحنى A) زيادة التمثيل الضوئي حتى بمستويات ضوء مساوية الى ضوء الشمس الكامل . بينما تصل انواع ثلاثية الكاربون حالة التشبع بالضوء قبل ضوء الشمس الكامل . ويوضح شكل (١ ـ ٢٠) بانه كلما كان المعدل الاقصى لتبادل الكاربون منخفضاً كلما كان مستوى الضوء الذي يحدث عنده الاشباع الضوئي قليلا . ويجب ملاحظة انه بالرغم من ان نباتات رباعية الكاربون لا تتشبع بالضوء احيانا وتستعمل مستويات ضوء افضل من انواع ثلاثية الكاربون . الا انها تستعمل الضوء المعتم بكفاءة اعلى (امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون بوحدة الضوء) من الضوء الساطع . على سبيل المثال عند ٥٠ و ١٠ ٪ من ضوء الشمس الكامل يكون معدل تبادل الكاربون تقريبا ٧٢ و ١٧ ٪ من معدل تبادل الكاربون عند ضوء الشمس الكامل على التوالي . ان اعلى كفاءة لاستخدام الضوء بمعدل تبادل الكاربون تكون دائما عند مستويات الضوء المنخفضة . والكفاءة عبارة عن منحدر منحنى استجابة الضوء .

جدول (١ ـ ١) عدد وحجم الثغور لعدد من انواع المحاصيل

النوع	الاسم العلمي	عدد الثغور / ملم² البشرة العليا	البشرة السفلى	حجم فتحة الثغرة (مايكروميليمتر)
الجت	*Medicago sativa* L.	١٦٩.	١٣٨	—
التفاح	*Pyrus malus* L.	صفر	٢٩٤	—
الفاصوليا	*Phaseolus vulgaris* L.	٤٠	٢٨١	٣ × ٧
اللهانة	*Brassica oleracea* L.	١٤١	٢٢٦	—
الخروع	*Ricinus communis* L.	٦٤	١٧٦	١٠ × ٤
الذرة الصفراء	*Zea mays* L.	٥٢	٦٨	١٩ × ٥
الشوفان	*Avena sativa* L.	٢٥	٢٣	٣٨ × ٨
البطاطا	*Solanum tuberosum* L.	٥١	١٦١	—
عباد الشمس	*Helianthus annus* L.	٨٥	١٥٦	٢٢ × ٨
الطماطة	*Lycopersicon esculentum* Mill.	١٢	١٣٠	١٣ × ٦
الحنطة	*Triticum sativum* L.	٣٣	١٤	٣٨ × ٧

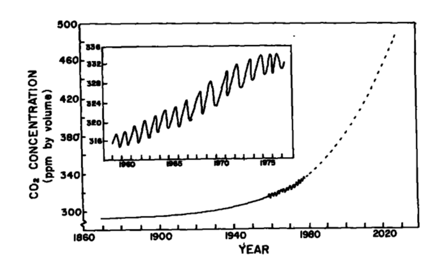
ثاني اوكسيد الكاربون

تركيزه في جو

يعتبر ثاني اوكسيد الكاربون احد مكونات الهواء .

ويحوي الهواء الجاف على ٧٨٪ نيتروجين (N_2) و ٢١٪ اوكسجين (O_2) و ٠.٩٣٪ اركون argon (Ar) و ٠.٠٣٤٪ (٣٤٠ جزء بالمليون) ثاني اوكسيد الكاربون ونسبة ضيئلة جداً من غازات اخرى . وبالرغم من ان ثاني اوكسيد الكاربون يتواجد بتراكيز منخفضة فان ٨٥ ـ ٩٣ ٪ من وزن النبات الجاف يأتي من امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون بالتمثيل الضوئي .

وبسبب حرق وقود المتحجرات fossil fuel (الذي يمثل انتاج التمثيل الضوئي لملايين سابقة من السنين) . وحرق الغابات فقد ازداد تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في الغلاف الجوي (شكل ١ ـ ٢١) . وتدل الاحتمالات المستقبلية

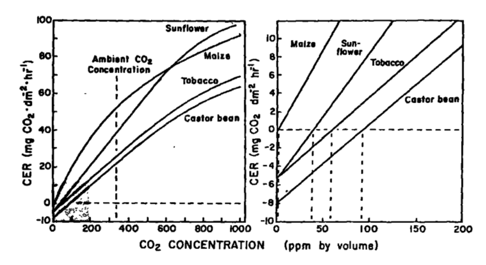


شكل (١ ـ ٢١) ثاني اوكسيد الكاربون في الجو المحيط بالكرة الارضية من ١٨٦٠ ـ ١٩٧٦ والمتوقع الى سنة ٢٠٣٠ على اساس الوقود المحترق . الشكل في الجهة العليا اليسرى يمثل الاختلاف الموسمي في ثاني اوكسيد الكاربون المستخدم بالتمثيل الضوئي خلال موسم النمو واطلاقه مرة اخرى خلال اشهر الخريف والشتاء .

لاستخدام وقود المتحجرات (الفحم الحجري بالدرجة الرئيسية) على حصول زيادة كبيرة في تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في المستقبل . وبما ان ثاني اوكسيد الكاربون يسبب مايسمى تاثير البيت الزجاجي **greenhouse effect** بأمتصاصه حزم أشعة الضوء تحت الحمراء **infrared** فان تراكيزه العالية سوف تؤدي الى زيادة احتفاظ الارض بالحرارة . والتي قد تزيد من درجة حرارة الكرة الارضية وقد تؤثر مثل هذه الزيادة على نمط جو الكرة الارضية الى حد تغيير نمط سقوط الامطار وقدرة انتاجية المحاصيل في مناطق عديدة من العالم **(Williams 1979)**

لقد اظهرت اغلب انواع المحاصيل استجابة خطية للتمثيل الضوئي في الورقة لمستويات ثاني اوكسيد الكاربون اعلى من تركيزه في ألهواء الخارجي ٣٤٠ جزء بالمليون (شكل ١ ـ ٢٢)) . ويمكن زيادة حاصل نباتات المحاصيل بدرجة كبيرة في جو يحوي على تركيز عالي من ثاني اوكسيد الكاربون حتى الى ١٥٠٠ جزء

بالمليون ومع ذلك فلا توجد طريقة عملية في الوقت الحاضر يمكن استعمالها لزيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في ظروف الحقل ، الا ان زيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في البيت الزجاجي قد اعطت فوائد كبيرة ، فاضافة الى زيادة حاصل المادة الجافة فقد ادى الى تشجيع نمو وتكوين النبات . وانه لمن المشوق معرفة مساهمة الزيادة في تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في الغلاف الجوي في المئة



شكل (١ ـ ٢٢) معدلات تبادل ثاني اوكسيد الكاربون (CER) في اربعة انواع استجابة الى تركيز ثاني اوكسيد الكاربون عند مستويات اشعة فعال للتمثيل الضوئي معادلة للضوء الكامل للشمس .

سنة السابقة (تقريبا من ٢٩٠ ـ ٣٤٠ جزء بالمليون) في زيادة حاصل نباتات المحاصيل وتاثيره على النضج .

مقاومة الورقة لتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون

Leaf Resistances to CO_2 Assimilation.

ينتقل ثاني اوكسيد الكاربون من الهواء الى البلاستيدات الخضراء بالانتشار **diffusion** خلال الثغور الى الخلية ثم الى البلاستيدة الخضراء وقد تحدث اعاقة لحركة ثاني اوكسيد الكاربون من والى الورقة وقد اطلق العلماء عليها تعبير مقاومة *resistances* ويمكن قياسها كمايلي :

$$r_{co_2} = r_a + r_s + r_m$$

حيث ان r_{co_2} = معدل تبادل ثاني اوكسيد الكاربون

r_a = مقاومة الطبقة المحيطة

r_s = مقاومة الثغور

r_m = مقاومة نسيج الخلايا الوسطى .

مقاومة الطبقة المحيطة (r_a) عبارة عن تركيز ثاني اوكسيد الكاربون عند سطح الورقة (ويسمى ايضا تأثير الطبقة المحيطة *(boundary layer effect)* وكلما انخفض التركيز ازدادت المقاومة . وحيث ان تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في الهواء

الخارجي يتراوح بين ٣٠٠ و ٣٦٠ جزء بالمليون . فان العوامل التي تسبب انخفاض التركيز سوف تؤدي الى زيادة مقاومة الانتشار بالطبقة المحيطة . وفي الحقل تعد حركة الهواء العامل الرئيسي الذي يؤثر على مقاومة الانتشار بالطبقة المحيطة . وعند عدم حدوث حركة للهواء فان امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون بالورقة سوف يؤدي الى حصول انحدار تدرج انتشار ثاني اوكسيد الكاربون الذي يقلل تركيز ثاني اوكسيد الكاربون عند سطح الورقة . اما زيادة حركة الهواء بالرياح فسوف تؤدي الى تقليل مقاومة الطبقة المحيطة الى ادنى مستوى عند اسطح اغلب الاوراق ضمن كساء النبات.

مقاومة الثغور (r_s) عبارة عن مقاومة انتشار ثاني اوكسيد الكاربون من خارج الورقة خلال الثغور . هذا وتحوي اوراق المحاصيل عادة على اعداد كبيرة من الثغور الضرورية لكفاءة انتشار ثاني اوكسيد الكاربون . ويعد العامل الرئيسي المؤثر على مقاومة الثغور هو درجة انفتاح الثغر . ولحساب مقاومة الثغور قاس علماء فسلجة المحاصيل فقد الماء من الورقة والذي هو مقياس لاعاقة الثغور والانتشار . ومن السهل قياس مقاومة الثغور بأفتراض ان الرطوبة النسبية داخل الورقة تبقى قريبة من التشبع وان اي فقدان للماء يكون بسبب فتح الثغور ومقاومة الطبقة المحيطة .

وتحسب مقاومة خلايا النسيج الوسطي (r_m) على اساس المقاومة المتبقية لامتصاص ثاني اوكسيد الكاربون بالورقة :

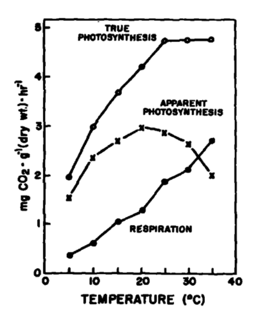
$$r_m = r_{CO_2} - r_a - r_s \qquad (1-1)$$

ان مقاومة خلايا النسيج الوسطي عبارة عن قياس لجميع المقاومة الموجودة في الورقة التي تؤثر على امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون ماعدى مقاومة الطبقة المحيطة ومقاومة الثغور . وهذا بسبب ان اي عامل يؤثر على تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون سوف يؤثر على تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في البلاستيدات الخضراء . والذي بدوره يؤثر على معدل الانتشار الكلي لثاني اوكسيد الكاربون من الهواء الخارجي الى البلاستيدات الخضراء .

تستعمل معادلة المقاومة (١ ـ ١) من قبل علماء فسلجة المحاصيل كطريقة لتحديد فيما اذا كان ثاني اوكسيد الكاربون الممتص من قبل نباتات المحاصيل تتاثر بمقاومة انتشار ثاني اوكسيد الكاربون الى الورقة (r_a و r_s) او بمقاومة تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون في الورقة (r_m) .

درجة الحرارة

يجب فصل التمثيل الضوئي الى اجزاء مكوناته لتحديد استجابته الى درجة الحرارة . لايعتمد كل من تفاعل الضوء والفسفرة الضوئية على درجة الحرارة في المدى الذي تنمو فيه النباتات . ويُنظم تفاعل تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون انزيمياً ويزداد بمعدل زيادة رفع درجة الحرارة حتى تصل مستوى ملائم لتغيير طبيعة الانزيم . وسوف تستمر معدلات التنفس بالزيادة بارتفاع درجة الحرارة . وقد اوضحت قياسات صافي معدلات .تبادل الكاربون استجابة قليلة جدا لمعدل تبادل الكاربون لدرجة الحرارة (شكل ١ ـ ٢٣) . ويزداد التنفس الضوئي ايضا بزيادة درجة الحرارة ، حيث انه ينظم انزيمياً ويؤدي الى خفض معدلات تبادل الكاربون لانواع ثلاثية الكاربون وليس لانواع رباعية الكاربون عند نمو النبات بدرجة الحرارة العالية .



شكل (١ ـ ٢٣) تاثير درجة الحرارة على التمثيل الضوئي في الـ bryophyilum .لاحظ بان التنفس يزداد ثمانية اضعاف وامتصاص ثاني اوكسيد الكاربون يزداد مرتين ونصف ، ومعدل تبادل ثاني اوكسيد الكاربون يزداد مرتين الى اقصى حدثم ينخفض ، وهنا يبين بان صافي التمثيل الضوئي يبقى ثابت تقريبا في مدى درجة حرارة النمو .

الماء

ان الماء مادة اساسية للتمثيل الضوئي . الاان مايستعمله النبات بعملية التمثيل الضوئي حوالي ١ ٪ فقط من الماء الكلي . ويستهلك النتح حوالي ٩٩ ٪ من الماء الممتص بالنبات . ويستعمل حوالي ١ ٪ لتميىء hydrate النبات والمحافظة على ضغط الامتلاء turgor pressure وجعل النمو ممكناً.ان التاثير الرئيسي لقلة الماء على معدل تبادل الكاربون هو زيادة مقاومة الثغور . وذلك بسبب غلق الثغور . وعندما يصبح شد الماء كبير سوف تزداد ايضا مقاومة خلايا النسيج الوسطي بسبب الاضرار الدائمة لجهاز التمثيل الضوئي . وسوف يتم شرح تأثير الماء على التمثيل الضوئي بصورة تفصيلية في الفصل الرابع .

عمر الورقة وحالة المعادن

يؤثر عمر الورقة على التمثيل الضوئي . وتسبب الشيخوخة انخفاض في عملية التمثيل الضوئي . وان العامل الرئيسي الذي يؤثر على سرعة الشيخوخة هو حالة العناصر الغذائية للورقة . ان تجهيز كمية كافية من العناصر الغذائية يسمح للاوراق القديمة والحديثة بسد احتياجاتها الغذائية . اما في حالة وجود كمية محدوده من العناصر الغذائيه فان افضلية التوزيع تكون للاوراق الحديثة مما يؤدي الى تقليل معدل التمثيل الضوئي في الاوراق القديمة .

وقد قاس Peasleeو Moss سنة ١٩٦٦ معدلات منخفضة للتمثيل الضوئي في أوراق الذرة الصفراء السفلية . وكان هناك ارتباط بين المعدلات المنخفضة وبين المستويات المنخفضة من البوتاسيوم والفسفور والمغنيسيوم والنتروجين (جدول ١ ـ ٢) . هذا وعندما تتوفر هذه العناصر بكميات قليلة فانها تنتقل من الاوراق القديمة الى الاوراق الحديثة . مسببا سرعة كبيرة في تعمير ageing الاوراق القديمة او السفلية . اما العناصر الاخرى الاقل حركة او انتقال في النبات (مثل الكالسيوم والحديد) فبامكانها خفض التمثيل الضوئي في الاوراق الحديثة . بينما يزداد التمثيل الضوئي في الاوراق القديمة بسبب الزيادة المستمرة في محتوى الكالسيوم والحديد بمرور الوقت .

يؤثر انخفاض مستوى العناصر الغذائية على التمثيل الضوئي وذلك بتأثيره بصورة أساسية على اجهزة التمثيل الضوئي . على سبيل المثال . يحوي الكلورفيل على عنصري النتروجين والمغنيسيوم . وعندما تكون جاهزيتها محدودة قد لايتكون

لكلوروفيل . وتشمل جزيئات اصل او منشاء تمثيل الكلوروفيل على الحديد . ويؤدي عدم تواجده الى عدم تمثيل الكلوروفيل . وسوف يتم مناقشة تاثير العناصر الغذائية بصورة تفصيلية في الفصل الخامس .

جدول (١ ـ ٢) محتوى البوتاسيوم والتمثيل الضوئي لاوراق الذرة الصفراء .

رقم الورقة (من الاعلى)	محتوى البوتاسيوم (مايكروغرام / غرام وزن رطب)	التمثيل الضوئي (غم / دسم^2 / ساعة)
٢	٦١٠٠	٤٠
٤	٥٥٠٠	٣٨
٧	٥٠٠٠	٣٦
١١	٤٣٥٠	٣٦
نقص البوتاسيوم		
٢	٢١٥٠	٣٣
٦	٨٠٠	١٥
٧	٦٠٠	١٤
١١	٢٥٠	١

المصدر Peaslee and Moss 1966

ملاحظة ـ كانت الظروف البيئة عند شدة اضاءة عالية ودرجة حرارة ٣٠ مْ .

الاختلافات في معدلات التمثيل الضوئي بين الانواع وضمنها

يبين شكل (١ـ ٢٠) معدلات تبادل ثاني اوكسيد الكاربون (التمثيل الضوئي) او استجابة للضوء . حيث يمثل المنحنى (*A*) استجابة مثالية لانواع المحاصيل ذات مسار رباعية الكاربون . ويمثل المنحنين C , B استجابة انواع المحاصيل ذات مسار ثلاثية الكاربون . ويمثل المنحنى (*D*) استجابة نباتات ثلاثية الكاربون المتكيفة لظروف الظل . وهذه تشمل على بعض الاشجار الخشبية ونباتات منزلية . ان النباتات ذات استجابة من نوع (*D*) تحوي عن ثغور في الجهة السفلى من الاوراق فقط (وليس السبب الرئيسي في وجود معدلات تمثيل ضوئي

منخفضة) وهي غير كفوءة في انتاج المادة الجافة . ان انواع المحاصيل التي فيها استجابة معدلات تمثيل ضوئي (D) مليلة ان وجدت .

لقد اوضحت دراسات عديدة بان الاصناف ضمن النوع تختلف في معدلات تبادل ثاني اوكسيد الكاربون (جدول ١ ـ ٣) ، حيث يتراوح معدل امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون ضعف او ثلاثة اضعاف بين اقل واعلى النماذج . وهذا قد شجعت التوقعات بان الحاصل قد يزداد بالانتخاب وتكوين مجتمعات ذات معدلات امتصاص عالية لثاني اوكسيد الكاربون .
وحيث ان نباتات رباعية الكاربون ذات معدل عالي لتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون وهي من ضمن الانواع ذات الانتاجية العالية (كالذرة الصفراء والذرة البيضاء والقصب السكري) لذا فان تحويل ألية تمثيل نباتات رباعية الكاربون الى ثلاثية الكاربون صفة مرغوب بها . لقد جرت محاولات عديدة مع فول الصويا والشعير وعدد اخر من المحاصيل لتحديد فيما اذا كانت هناك وجود لالية(C_4)في انواع محاصيل(C_3) . الا ان جميع هذه المحاولات لم تنجح . ولربما تستخدم طرق اخرى في المستقبل لتحويل نباتات انواع (C_3)الى(C_4)

جدول (١ ـ ٣) تباين التمثيل الضوئي بين انواع منتخبة

النوع	الموقع	التمثيل الضوئي (ملغم CO_2 / دسم ٢ / ساعة)
الذرة الصفراء	نيويورك	٢١ ـ ٥٩
	الفلبين	٢٨ ـ ٨٥
	ايو ١	٢٢ ـ ٥٢
فول الصويا	ايو ١	٢٩ ـ ٤٣
	الينويز	١٣ ـ ٢٤
الجت	ميرلاند ا وليس واحد	٢٨ ـ ٦٠

استخدام نواتج التمثيل الضوئي من قبل النبات

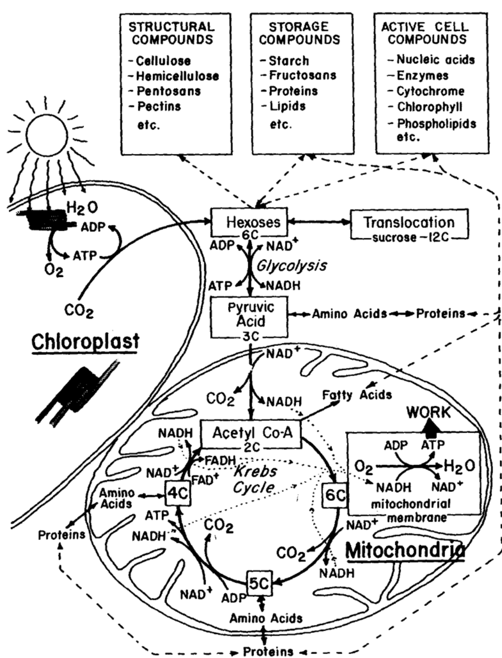
في الخزن والتركيب

وبالرغم انه من المناسب اعتبار نهاية التمثيل الضوئي بتكوين السكر السداسي hexose sugar الا انه قد تحدث تغيرات كثيرة اخرى . فقد يتحول السكر السداسي مباشرة الى كلوكوز وفركتوز اوقد يتحدان لتكوين السكروز للانتقال الى خلايا اخرى اوتتبلمر (polymerize) لتكون النشاء الذي يخزن بصورة مؤقتة في البلاستيدات . وقد يستعمل السكروزلتوسيع جدران الخلايا . والذي قد يتحول الى مكونات تركيبيه مثل السليلوز وقد ينتقل السكروز الى مناطق اخرى في النبات فعالة النمو (مرستيمات) او الى مناطق يتحول فيها الى سكريات عديدة كمركبات خزن او مركبات تركيبيه .

التنفس والنمو RESPIRATION AND GROWTH

قد تدخل السكريات السداسية في النظام التنفسي للخلية حيث تتحلل لاطلاق الطاقة او تتحول الى مركبات عضوية تستعمل في تراكيب او بالعمليات الايضية او مركبات خزن (شكل ١ ــ ٢٤) . ان الخطوة الاولى هي عملية التنفس اللاهوائي المسماة بالتحلل السكري (glycolysis) والتي يتكون فيها النيكليتدات المختزلة و ATP للقيام بعمل في الخلايا بأنقسام سكر الفوسفات السداسي الى حامض البيروفيك pyruvic acid . ثم يفقد حامض البيروفيك جزيئة كاربون من خلال تأكسده الى ثاني اوكسيد الكاربون واختزال NAD^+ وحيث ان نيكوتين اميداديني داي نيكليتد [NADH] المختزل يستعمل لاختزال الاوكسجين (O_2) الى ماء (H_2O) ان عملية انتاج واستعمال (NADH) تسمى بالتنفس الهوائي (aerobic respiration) . ويتكون خلات المرافق الانزيمي ــ أ (acetyl-coA) . ويدخل خلات المرافق ــ أ دورة كربس Krebs cycle باتحاده مع مركب ذو اربعة جزيئات كاربون من دورة كربس . ليكون مركب ذو ستة جزيئات كاربون . وفي دورة كربس تتاكسد جزيئات كاربون كثيرة الى ثاني اوكسيد الكاربون والذي يرتبط باختزال NAD^+ . وبنفس الوقت تستعمل المركبات او الطاقة المنتجة بدورة كربس لتكوين ونقل الاحماض الامينية

والاحماض النووية لتمثيل البوليمر polymer (مثل البروتينات RNA و DNA) وتاتي هذه الطاقة من اكسدة NADH التي ترتبط باختزال O_2 الى H_2O وفسفرة الـ ATP باضافة فسفور غير عضوي (Pi) لتكوين ADP (شكل ١ ــ ٢٤) .



شكل (١ ــ ٢٤) مخطط يوضح العمليات الايضية الثلاثة في التنفس في النبات تحلل السكر (glycolysis) . دورة كربس ، والفسفرة التاكسدية اضافة الى ان التنفس يؤدي الى انتاج ATP و NADH ينتج ايضا مركبات لبناء السكر ومركبات اكثر تعقيداً لتكوين تراكيب عديدة في النبات وفي العمليات الايضية والخزن .

وبما ان الاكسجين يستعمل في هذه العملية لذا فانها تسمى بالفسفرة التاكسدية *oxidative phosphorylation* تحدث دورة كربس في الميتاكوندريا mitochon dria . وتحدث الفسفرة التاكسدية داخل اغشية الميتاكوندريا وان هذا الغشاء مشابه جدا لاغشية البلاستيدات الخضراء (شكل ١ ـ ١٠) ماعدى انها لاتحوي على صبغات التمثيل الضوئي . وتستعمل الفسفرة التأكسدية بنظام نقل الكترونات بطريقة مشابهة الى الفسفرة الضوئية وان البروتينات الرئيسية المشتركة في هذا التفاعل هي السايتوكرومات **cytochromes** .

وبالرغم من وجود تشابه كبير بين التمثيل الضوئي والتنفس . وهي تفاعلات متعاكسة بطريقة عديدة (جدول ١ ـ ٤).ويستعمل كلاهما الطاقة للتمثيل. الا ان التنفس يجب ان يستعمل جزيئات عضوية للحصول على الطاقة للقيام بالعمليات (كتمثيل مركبات الخزن والتركيب والمركبات الايضية والعمليات الاخرى مثل الانتقال ونقل العناصر عبر الاغشية) . يستعمل التنفس الطاقة من التمثيل الضوئي للقيام بعمله . ويؤدي التمثيل الضوئي الى زيادة الوزن الجاف للنبات بسبب امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون وبالتالي تقليل وزن النبات الجاف . وتعد كلا العمليتين ضروريتين . التمثيل الضوئي لتثبيت ثاني اوكسيد الكاربون وانتاج السكريات السداسية . والتنفس لتحويل السكريات السداسية الى مركبات تركيبية

جدول (١ ـ ٤) . مقارنة بين التمثيل الضوئي والتنفس

الموضوع	التمثيل الضوئي	التنفس
الفسفرة	الفسفرة الضوئية تستعمل الطاقة الضوئية	الفسفرة التأكسدية تستعمل الطاقة الكيمياوية
اختزال النيكلتيد	يتكون NADPH بالطاقة الضوئية ويستعمل لاختزال ثاني اوكسيد الكاربون	يتكون NADH باكسدة الكاربون لاختزال الاوكسجين
ثاني اوكسيد الكاربون	مادة تفاعل	ناتج
الماء	مادة تفاعل	ناتج
الاوكسيجين	ناتج	مادة تفاعل
المركبات العضوية	ناتج	مادة تفاعل

وخزنية وايضية يحتاجها النبات في النمو والتطور . ويندب اهتمام علماء فسيولوجيا المحاصيل لجعل كلا العمليتين كفوءة قدر المستطاع . فبالنسبة للتمثيل الضوئي يكون باستعمال طاقة الضوء باعلى كفاءة ممكنة وبالنسبة للتنفس باستغمال الطاقة المقيدة لتكوين نباتات محاصيل كفوءة الانتاج قدر المستطاع .

كم هي كفاءة التنفس ؟ قبل الاجابة على هذا السؤال يجب اختبار انتاج واستعمال الـ ATP . ان التنفس مشابة الى بطارية خزن الطاقة ربما تطلق او تحرر الى جزيئات أخرى والتي بدورها تكتسب الطاقة وذات فعالية عالية .

يعطي الاحتراق السريع للطاقة المخزونة في محرك ما طاقة تتحرر على شكل حرارة وتحول الطاقة المخزونة الى عمل مفيد وبكفاءة قدرها حوالي ٣٥ ٪ وبالمقارنة فان الطاقة في عملية التنفس تطلق بصورة بطيئة وتشحن هذه الطاقة الى مواد التفاعل بعملية الفسفرة وتتم جميع العمليات في خطوات بسيطة متعددة بمساعدة الانزيمات تحت ظروف حرارية ثابتة . على سبيل المثال يتحول الكلوكوز بصورة كاملة الى ثاني اوكسيد الكاربون بحوالي ٣٠ خطوة

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2$ (٣٠ خطوة) $6CO_2 + 6H_2O + 637$ (كيلو سعرة) (طاقة كامنة) .

تشمل هذه الخطوات على عملية التحلل السكري glycolysis ودورة كربس . وفي كلا العمليتين ومع الفسفرة التأكسدية يتفسفر ٣٨ جزيئة من الـ ATP وبما ان كل جزيئة من الـ ATP = ١٢ كيلو سعر kcal لذا فان ٣٨ جزيئة من الـ ATP تولد ٤٥٦ كيلو سعر . ويمكن حساب الكفاءة بقسمة المتولد الفعلي على الطاقة الكامنة اي : $\frac{٤٥٦}{٦٧٣}$ = ٦٨ ٪ كفاءة .

ان هدف الزراعين هو اقتران انتاج الطاقة في الـ ATP مع اعلى كفاءة في نظام وتطور النبات . والمحصلة النهائية هي انتاج اعلى حاصل ممكن بوحدة مساحة الارض »

تقدير اعلى معدلات لنمو المحصول
Estimating Maximum Crop Growth Rates

يعد نمط الاشعاع الشمسي في منطقة معينة والذي يبقى ثابتا من سنة الى اخرى المحور الرئيسي لغلة المحصول . لقد قدم Loomis و Williams تحليلاً جيداً للحد الاقصى الممكن انتاجه من المادة الجافة باستعمال مستويات طاقة شمسية كعامل محدد (جدول ١ ــ ٥) (على اساس اشعة شمسية لمدة ١٠٠ يوم من ١ حزيران الى ٨

جدول (١ ـ ١٥) حساب القدرة الانتاجية اليومية بسطح المحصول

١ ـ اشعة الشمس الكلية	٥٠٠ سعرة / سم^{٢}
٢ ـ الضوء المرئي (٤٠٠ ـ ٧٠٠ نانوميتر) = ٤٤ ٪	٢٢٢ سعرة / سم^{٢}
٣ ـ مجموع الكونتا في مجال الضوء المرئي (حوالي ١٩,٥ ميكروواينيشتين / سعرة)	٤٣٢٠ ميكروواينشتين / سم^{٢}
أ ـ الفقد بالانعكاس ٦ ـ ١٢ ٪ من طيف الضوء المرئي	ـ ٣٦٠ ميكروواينستين / سم^{٢}
ب ـ الضوء الممتص غير الفعال = ١٠ ٪ (مثل جدران الخلايا)[١]	ـ ٤٣٢ ميكروواينيشتين / سم^{٢}
٤ ـ مجموع الكونتا المفيدة الممتصة في مجال الضوء المرئي والجاهزة للتمثيل الضوئي .	٣٥٢٨ ميكروواينيشيتن / سم^{٢}
٥ ـ كمية CO_2 المختزلة (١٠ كونت لكل جزيئة CO_2 تختزل)	٣٥٣ ميكرومول ـ سم^{٢}
٦ ـ الفقد بالتنفس (٣٣ ٪)	ـ ١١٦ ميكرومول / سم^{٢}
٧ ـ صافي انتاج CH_2O (انتاج جزيئة CH_2O لكل جزيئة CO_2 مختزلة	٢٣٧ مول ـ سم^{٢}
٨ ـ تحويل ميكرومول / سم^{٢} الى غم / سم	
أ ـ ٢٣٧ سم^{٢} = ٢٣٧ ٠,٠٠٠ مول / سم^{٢}	٢,٣٧ مول / م^{٢}
ب ـ CH_2O = ٣٠ غم / مول × ٢,٣٧ مول / سم^{٢}	٧١ غم / م^{٢} / يوم
٩ ـ اذا كان CH_2O يكون ٩٢ ٪ من الوزن الجاف / والمركبات العضوية تكون ٨ ٪ فان المادة الجافة	٧١غم/سم^{٢}/ يوم

الكلية $\frac{\text{٧١غم / م}^{٢}\text{ / يوم}}{\text{٠,٩١}}$

٧٧ غم / م^{٢} / يوم = ٦٨٧ باون / ايكر / يوم

= ٣٤,٣٥ طن في موسم زراعي مدته ١٠٠ يوم

المصدر Loomis and Williams 1963

* الفقد بالتنفس عبارة عن تقدير . وتتراوح قيم القياس بين ٢٥ ـ ٥٠ ٪

أيلول ١٩٦٠ في منطقة مافي الولايات المتحدة) . وقد اختاروا بتخفظ ٥٠٠ سعره / سم٢ / اليوم حولت الى مايكروواينشتين micro-Einsteins
وقد استخدموا افتراضات عديدة اخرى :

١ ـ تعترض البلاستيدات ٨٢ ٪ من الضوء المرئي .
٢ ـ اعلى كفاءة للكونتم هي ١٠ ٪ (يتطلب اختزال جزيئة واحدة من ثاني اوكسيد الكاربون ١٠ فوتونات) .
٣ ـ يتحرر بعملية التنفس ٣٣ ٪ من ثاني اوكسيد الكاربون المختزل بالتمثيل الضوئي واستطاعوا باستعمال هذه الافتراضات ان يقدروا الحد الاعلى للزيادة اليومية في الوزن الجاف بمقدار ٧٧ غم / م٢ / يوم التي يطلق عليها معدل نمو المحصول *crop growth rate* (CGR) يعني هذا التقدير بان كفاءة تحويل الطاقة ٥,٣ ٪ من الاشعاع الشمسي الكلي و ١٢ ٪ من الضوء المرئي .

وعند مقارنة الحد الاعلى لمعدل نمو المحصول ٧٧ غم / م٢ / يوم مع القياسات الحقيقية لمعدل نمو المحصول لمدة قصيرة نجد ان بعض المحاصيل قادرة على انتاج ٦٠ ٪ من الحد الاعلى المقدر تحت ظروف مثالية (جدول ١ ـ ٦) .

الخلاصة

يعد الاشعاع الشمسي مصدر الطاقة لنباتات المحاصيل . وتأخذ النبات الطاقة الشعاعية وتحولها الى طاقة كيمياوية . وان اولى المركبات الكيمياوية التي تتكون هي النيكلوتيدات المختزلة والـ ATP . وتقوم هذه المركبات التي تبقى لمدة قصيرة بتحويل ثاني اوكسيد الكاربون الى مركبات عضوية ثابتة (مستقرة) . ويوجد نظامين لتحويل الكاربون الى مركبات عضوية في النبات . ويظهر بان انواع ثلاثية الكاربون اقل كفاءة في التمثيل الضوئي من انواع رباعية الكاربون اساسا بسبب وجود التنفس الضوئي فيها .

تؤثر العوامل البيئية مباشرة على معدلات التمثيل الضوئي مثل الضوء وثاني اوكسيد الكاربون والماء وحالة العناصر الغذائية وذلك بتاثيرها اما على تفاعل الضوء او انظمة تحويل الكاربون الى مركبات عضوية في البلاستيدات الخضراء .

جدول (٢ ـ ٦). الحد الاقصى لمعدل نمو المحصول لفترات قصيرة لعدد من انواع المحاصيل .

النوع	الاسم العلمي	نوع مسلك ثاني اوكسيد الكاربون	الحد الاقصى لمعدل نمو المحصول
الجت	*Medicago sativa*	C_3	٢٣
حشيش بيرمودا	*Cynodon dactylon*	C_4	٢٠
Cattail	*Typha latifolia*	C_3	٣٤
الذرة الصفراء	*Zea mays*	C_4	٥٢
الدخن	*Pennisetum typhoides*	C_4	٥٤
الاناناس	*Ananas comosus*	CAM	٢٨
البطاطا	*Solanum tuberosum*	C_3	٣٧
الرز	*Oryza sativa*	C_3	٣٦
فول الصويا	*Glycine max*	C_3	١٧
الحشيش السوداني	*Sorghum vulgare*	C_4	٥١
البنجر السكري	*Beta vulgaris*	C_3	٣١
القصب السكري	*Saccharum officinarum*	C_4	٣٨

ملاحظة / يجب مقارنة معدلات نمو المحصول هذه مع المعدل ٧٧ غم / م[٢] / يوم المحسوب من قبل Loomis و Williams كحد اقصى لمعدل نمو المحصول عند اشعاع شمسي مقداره ٥٠٠ سعره / سم[٢] / يوم . ومع ذلك فان بعض هذه المحاصيل كانت نامية بظروف فيها معدل الاشعاع الشمسي قرب من ٧٠٠ سعرة سم[٢] لفترة القياس . والتي تزيد معدل نمو المحصول الممكن انتاجية الى ١٠٠ غم / سم[٢] / يوم .

المصدر Loomis and Williams 1963, Evans 1975, and Monteith 1978.

تختلف معدلات التمثيل الضوئي كثيراً بين الانواع وتكون عادة ذات ارتباط بالبيئة المتأقلمه لها . وتعد انواع المحاصيل من بين انواع النباتات الاكثر كفاءة . وتختلف معدلات التمثيل الضوئي للورقة بين اصناف النوع الواحد ، وهذا يؤكد امكانية زيادة غلة المحاصيل ونوعيتها وذلك بانتخاب نباتات ذات معدلات تمثيل ضوئي عالية .

تستعمل منتجات التمثيل الضوئي في الخزن والتركيب والتنفس والنمو . ولكفاءة النبات في توزيع منتجات التمثيل الضوئي الى هذه المكونات المختلفة تاثير مهم على الحاصل .

وعند اعتبار الضوء العامل الرئيسي المحدد فان الحد الاقصى لمعدل نمو المحصول قدر بحوالي ٧٧ غم / م٢ / يوم . وهذا يمثل كفاءة مقدارها ١٢ ٪ من طاقة الضوء المرئي .

References المصادر

Anderson, J.M. 1975. Biochim. Biophys. Acta 416:191–235.
Balegh, S. E., and O. Biddulph. 1970. Plant Physiol. 46:1–5.
Bassham, J. A., and M. Calvin. 1957. The Path of Carbon in Photosynthesis. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
Crosbie, T. M., J. J. Mock, and R. B. Pearce. 1977. Crop Sci. 17:511–14.
Curtis, P. E., W. L. Ogren, and R. H. Hageman. 1969. Crop Sci. 9:323–27.
Dornhoff, G. M., and R. M. Shibles. 1970. Crop Sci. 10:42–45.
Evans, L. T. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge University Press.
Goldsworthy, A. 1970. Bot. Rev. 36:321–40.
Hatch, M. D., and C. R. Slack. 1966. Biochem. J. 101:103–11.
Heichel, G. H., and R. B. Musgrave. 1969. Crop Sci. 9:483–86.
Hesketh, J. D. 1963. Crop Sci. 3:493–96.
Hitz, W. D. 1978. Ph.D. diss., Iowa State University, Ames.
Kellogg, W. W. 1977. World Meteorol. Org. Tech. Note 156. Geneva.
Loomis, R. S., and W. A. Williams. 1963. Crop Sci. 3:67–72.
Meyer, B. S., D. B. Anderson, and R. H. Bohning. 1960. Introduction to Plant Physiology. New York: Van Nostrand.
Monteith, J. L. 1978. Exp. Agric. 14:1–5.
Pearce, R. B., G. E. Carlson, D. K. Barnes, R. H. Hart, and C. H. Hanson. 1969. Crop Sci. 9:423–26.
Peaslee, D. E., and D. N. Moss. 1966. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30:220–23.
Stalfelt, M. G. 1937. Planta 27:30–60.
Stifel, F. B., R. L. Vetter, R. S. Allen, and H. T. Horner, Jr. 1968. Phytochemistry 7: 355–64.
Williams, J. 1979. Carbon Dioxide, Climate and Society. New York: Pergamon.
Woodwell, G. M. 1978. Sci. Am. 238:23–43.



تثبيت الكاربون بواسطة الكساء الخضري للمحاصيل

Carbon Fixation by Crop Canopies

تنتج المادة الجافة الكلية للمحاصيل الحقلية من تراكم صافي تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون خلال موسم النمو . وبكون ان تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون ناتج من امتصاص الطاقة الشمسية وان الطاقة الشمسية لاتتوزع بصورة منتظمة على سطح الكرة الارضية . لذا فان العوامل الرئيسية التي تؤثر على حاصل المادة الجافة الكلية هي امتصاص الطاقة الشمسية وكفاءة استخدامها في تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون .

لقد سبق وان شرح تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون على المستوى تحت الخلوي والخلوي والنسيجي في الفصل الاول . وقد وفرت التجارب المسيطر عليها تحت الظروف المختبرية معلومات تفصيلية لتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون عند هذه المستويات . الا ان المعلومات المتوفرة حول تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون على مستوى المجتمع النباتي للمحاصيل قليلة . وتشكل المحاصيل المشاكل التالية (١) تتغير العوامل البيئية (العوامل البيئية الخارجية الصغرى والكبرى) في مجتمعات المحاصيل بصورة مستمرة (على سبيل المثال التغيير الموسمي في الاشعاع . جاهزية العناصر الغذائية . تركيز الاوكسجين حركة الهواء) (٢) استجابة النباتات للبيئات الزراعية المعقدة بطرق عديدة مختلفة . وسوف يتم توضيح اعتراض الضوء بالكساء الخضري وعلاقته بأنتاجية المحاصيل

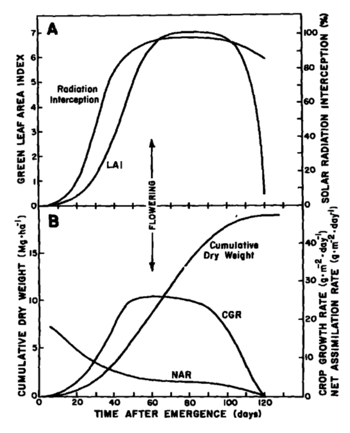
المساحة الورقية واعتراض الاشعاع الشمسي

Leaf Area, Interception of Solar Radiation, and Crop Growth

لكي يستطيع المحصول استخدام الاشعة الشمسية بكفاءة يجب ان يمتص اغلب الاشعة بانسجة التمثيل الضوئي الخضراء . وتعد الاوراق العضو الرئيسي لامتصاص الضوء والتمثيل الضوئي في نباتات المحاصيل وهي تتكون اما من الاجنة في البذور او من الانسجة المرستيمية في السيقان . وتحافظ بعض المحاصيل المعمرة على غطاء ارضي شبه كامل (تقليل المساحة الارضية بواسطة الاوراق على مدار السنة في المناطق ذات المناخ الاستوائي او شبه الاستوائي .

الا ان درجات الحرارة المنخفضة في الشتاء في المناطق المعتدلة تؤدي الى توقف نمو هذا الغطاء . وفي الربيع عندما تكون درجات الحرارة ملائمة للنمو يتكون كساء من الاوراق الجديدة من البراعم الساكنة التي تحصل على الغذاء الضروري للنمو من الغذاء الاحتياط المخزون . وتعد البراعم التي تكون في حالة سكون خلال فترة الشتاء في المحاصيل المعمرة الاعضاء التي تعيد النمو من جديد .

اما الانواع الحولية فان الاوراق الجديدة تتكون من البادرات وتكون صغيرة في بداية نمو المحصول حيث ينتج عن ذلك امتصاص الاشعة الشمسية بسطح التربة مولدا رفع درجة حرارة التربة . ويكون النمو البدائي في المحاصيل ذات الكفاءة العالية منصبا على توسيع المساحة الورقية التي تزيد من كفاءة استخدام الطاقة الشمسية وقد استخدم الكثير من العمليات الزراعية لزيادة اعتراض ضوء الشمس مثل اضافة الاسمدة والكثافات النباتية العالية والتوزيع المنتظم للنباتات بين خطوط الزراعة . (على سبيل المثال الزراعة على مسافات ضيقة بين الخطوط narrow rows). يوضح شكل (٢ ـ ١ A) تكوين المساحة الورقية في المحاصيل الحولية محددة النمو (النمو الخضري يتوقف عند التزهير) . وكلما يزداد تكوين الاوراق يزداد اعتراض الاشعة الشمسية . وتتكون المساحة الورقية في المراحل الاولى من النمو بمعدل اسي exponential ونظرا لان المساحة الورقية في بداية النمو تكون صغيرة لذا فان اعتراض الضوء لايكون بشكل معنوي لعدة اسابيع . وبما ان التزهير يؤدي الى ايقاف نمو او زيادة المساحة الورقية . لذا فان اهداف العمليات الزراعية يجب ان تعمل على زيادة التمثيل الضوئي عن طريق اعتراض كامل للاشعة الضوئية .



Mg1

شكل (٢ ـ ١) التكوين الموسمي لمحصول حبوبي حولي محدد النمو . لاحظ العلاقة القوية بين دليل مساحة الاوراق (LAI) واعتراض الضوء ومعدل نمو المحصول (CGR) . إن هذه المنحنيات المثالية تقارب المنحنيات التي تم الحصول عليها من الدراسات الحقلية الا أن العوامل البيئية (وخاصة الضوء ودرجة الحرارة والضوء) تتغير باستمرار وتؤدي الى حدوث استجابة .
(بعض تحويلات الوحدات الوزنية ١ميكاغرام/هكتار = ١٠٠٠كغم / هكتار = ١٠٠ غم / م٢ = ٨٩٣ باون / أيكر) .

ويعد هذا نمط او نموذج كفوء للمحاصيل الحبوبية (المزروعة لاجل الحصول على البذور) والتي فيها يتكون اغلب وزن البذور من التمثيل الضوئي بعد التزهير .

يوجد تنافس قليل بين النباتات في المراحل الاولى لذا فان النمو يكون اسي موضحا بمعدل النمو النسبي *relative growth rate* (انظر الفصل الثامن) الذي يكون على اساس معدل الزيادة في المادة الجافة وعلاقتها بوزن المادة الجافة للنبات او للمحصول الكلي . وعندما تتكون المساحة الورقية وتوجد اوراق سفلية مظللة فان وصف نمو المحصول يكون على اساس المساحة الورقية او مساحة الارض بدلا من النباتات الفردية . لقد استخدم سنة ١٩٤٧ تعبير دليل المساحة الورقية *leaf area index* (LAI) والذي يعبر عن نسبة مساحة الورقة (وجه واحد

فقط) الى مساحة الارض التي يشغلها . وبسبب ان الاشعة الشمسية تتوزع بشكل متساوي على سطح الارض لذا فان دليل المساحة الورقية يقيس المساحة الورقية بوحدة الاشعة الشمسية الجاهزة او المتوفرة .

دليل المساحة الورقية ومعدل انتاج المادة الجافة
LEAF AREA INDEX AND RATE OF DRY MATTER PRODUCTION

معدل نموالمحصول Crop Growth Rate

ان مفهوم تحليل النمو الذي سوف يناقش في الفصل الثامن يجب ان يقدم هنا لغرض تسهيل مناقشة الحاصل في الكساء النباتي . ان افضل معنى لتحليل نمو الكساء الخضري للمحاصيل هو تراكم المادة الجافة بوحدة المساحة بفترة زمنية معينة ، او معدل نمو المحصول *crop growth rate* (CGR) . يتم قياس معدل نمو المحصول بحصاد مجتمع من المحصول (اخذ عينات) بفترات معينة وحساب الزيادة في الوزن الجاف من عينه الى اخرى . وعادة يعبر عنه بوحدات مثل غم / م٢ (من مساحة الارض) / اليوم . ونظريا يجب قياس جميع الانسجة الحية للمحاصيل النامية والموجودة في مساحة العينة المدروسة . الا ان الصعوبات في اخذ عينات الجذور ادى الى ترك استخدامها في دراسات معدل نمو المحصول . ان معدلات نمو الانواع المختلفة ذات علاقة كبيرة مع الاشعة الشمسية المعترضة (شكل ٢ ـ ١) .

معدل صافي نواتج التمثيل Net Assimilation Rate

بما ان اسطح الاوراق هي العضو الرئيسي الذي تتم فيه عملية التمثيل الضوئي في النبات فيفضل التعبير عن النمو احيانا على اساس المساحة الورقية ويسمى معدل تراكم المادة الجافة بوحدة مساحة الورقة بوحدة الوقت بمعدل صافي نواتج التمثيل *net assimilation rate* (NAR) وعادة يعبر عنه غم / م٢ (مساحة الورقة / اليوم) . ويقيس معدل صافي نواتج التمثيل معدل كفاءة التمثيل الضوئي للاوراق في نباتات المحصول . وعندما تكون النباتات صغيرة حيث ان اغلب الاوراق معرضة بصورة مباشرة لضوء الشمس فأن الـ NAR يكون عالي . وعندما ينمو المحصول ويزداد دليل المساحة الورقية وتصبح اوراق كثيرة مظللة بسبب انخفاض

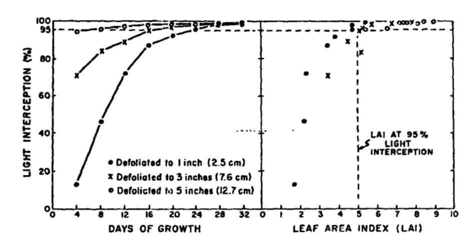
في معدل صافي النواتج كلما تقدم موسم النمو (شكل ٢ ـ B١ . تمتص الاوراق الحديثة في قمة الكساء الخضري للمحصول ذو دليل المساحة الورقية العالية اغلب الاشعة الساقطة عليها وتكون ذات معدل صافي نواتج تمثيل عالي . وتصدر هذه الاوراق كميات كبيرة من نواتج التمثيل الى اجزاء النبات الاخرى . بالمقارنة . نجد بأن الاوراق القديمة في الجزء السفلي في الكساء الخضري في ظروف التظليل تكون ذات معدلات منخفضة لصافي نواتج التمثيل وتكون مساهمتها بنواتج التمثيل لاجزاء النبات الاخرى قليلة . ولا يدخل في خساب معدل صافي نواتج التمثيل المواد المتمثلة بالاجزاء غير الورقية . اي التمثيل الضوئي في الاجزاء النباتية الاخرى غير الورقية (على سبيل المثال السويقة او عنق الورقة petiole) والسيقان والاعمدة والاجزاء الزهرية المختلفة) والتي قد تساهم بدرجة مهمة او كبيرة في حاصل المحصول (انظر الفصل الثالث) .

يقيس معدل صافي نواتج التمثيل NAR متوسط معدل صافي تبادل ثاني اوكسيد الكاربون بوحدة المساحة الورقية في كساء النبات . لذا فعند ضرب معدل صافي نواتج التمثيل بدليل المساحة الورقية (LAI) ينتج معدل نمو المحصول CGR .

دلائل المساحة الورقية الحرجة والمثالية CRITICAL AND OPTIMUM LEAF AREA INDEXES

دليل المساحة الورقية الحرجة

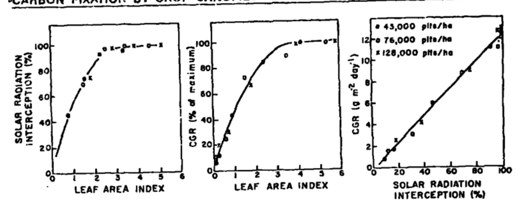
يوجد نوعين من العلاقة بين معدل نمو المحصول ودليل المساحة الورقية فقد وضع Brougham سنة ١٩٥٦ في نيوزيلاندا فرضية تنص انه بالامكان البقاء او المحافظة على كمية كافية من المساحة الورقية في المراعي لاعتراض اغلب الاشعة الشمسية . ويجب المحافظة على اعلى معدل نمو . ولفحص هذه الفرضية اجرى Brougham دراسة على مخلوط علفي من حشيش الشيلم والبرسيم حيث استعملت ثلاثة معاملات هي القطع بمستوى ١٢,٧ و ٧,٦ و ٢,٥ سم ..وتم قياس المادة الجافة ودليل المساحة الورقية واعتراض الضوء في الكساء الخضري كل اربعة ايام لمدة ٣٢ يوماً بعد القطع . فوجد بان المعاملة المقطوعة على ارتفاع ١٢,٥ سم قد اعترضت ٩٥ ٪ من الاشعة الشمسية مباشرة بعد القطع بينما اعترضت النباتات المقطوعة على ارتفاع ٢,٥ سم اقل من ٢٠ ٪ من الاشعة الشمسية (شكل ٢ ـ ٢) . واوضح



شكل (٢ ـ ٢) قياسات مأخوذة من مخاليط علفية للنفل وحشيش الشيلم . (يسار) اعتراض الضوء بالايام بعد الحش بثلاث مستويات قطع . (يمين) معدل نمو المحصول وعلاقته بدليل مساحة الاوراق الناتج من المادة الجافة والمساحة الورقية التي تم قياسها كل أربعة أيام (Brougham 1956,)

Brougham بان معدل نمو المحصول يزداد بزيادة دليل المساحة الورقية الى (٥) بينما يعترض الكساء الخضري ٩٥ ٪ من الاشعة الضوئية (شكل ٢ ـ ٢) . ولم تُغير دلائل المساحة الورقية الاكثر من خمسة معدل نمو المحصول بصورة معنوية لذا فقد سمى Brougham دليل المساحة الورقية التي يصل فيها الكساء الخضري الحد الاعلى، من معدل المحصول (الذي يحصل عند اعتراض ٩٥ ٪ من الضوء) بدليل المساحة الورقية الحرجة .

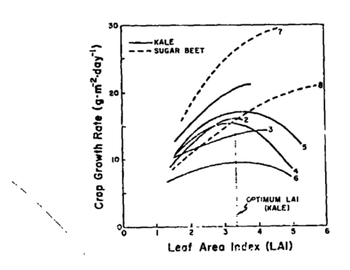
وقد استخدم دليل المساحة الورقية الذي يعترض ٩٥ ٪ من الاشعة الشمسية على انه دليل مساحة ورقية حرجة من قبل علماء فسيولوجيا المحاصيل لسببين :
الاول : يصل اعتراض الطاقة الشعاعية حدها الاعلى (مقارب) asymptotically, وهذا يعني من المستحيل قياس دليل المساحة الورقية الذي يعترض ١٠٠ ٪ من الاشعة الشمسية . ثانيا : ان اعتراض ٩٥ ٪ تحت اقصى اشعة شمسية ٢٣٠٠ مايكرومول فوتون / م٢ / الثانية يعني ان مستوى الاشعة في اسفل الكساء الخضري ١١٥ مايكرومول فوتون / م٢ / الثانية وهذا يمثل نقطة تعويض الضوء لاغلب الانواع .
تؤدي زيادة دليل المساحة الورقية الاعلى من اعتراض ٩٥ ٪ من الاشعة الى زيادة معنوية في معدل نمو المحصول . ويوضح تحليل نمو فول الصويا الذي قام به Shibles and Weber (1965) استجابة دليل المساحة الورقية الحرجة والعلاقة التقليدية بين اعتراض الاشعة الشمسية ودليل المساحة الورقية ومعدل نمو المحصول (شكل ٢ ـ ٣) .



شكل (٢ ـ ٣) العلاقة بين اعتراض الاشعاع ودليل مساحة الاوراق ومعدل نمو محصول
(Shibles and Weber 1965, by permission).

دليل المساحة الورقية المثالية

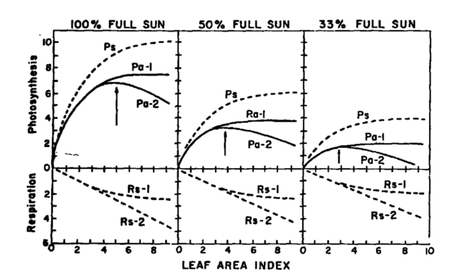
اجرى Watson سنة ١٩٥٨ في انكلترا تجربة مشابهة لتلك التي قام بها Brougham . فقد زرع نبات اللفت kale والبنجر السكري في خطوط وقد غير عدد النباتات في الخط الواحد لكي يغير دليل المساحة الورقية . وقاس دليل مشابه لنتائج تجربة Brougham ماعدى الدراسة التي اجريت على محصول اللفت حيث وصل معدل نمو المحصول قمته (اقصاه) عند دليل مساحة ورقية حوالي ٣,٥ ثم انخفض عند زيادة دليل المساحة الورقية (شكل ٢ ـ ٤) . ان هذه النتائج مشابهة الى الحسابات النظرية التي قام بها Kasanaga و Monsi سنة ١٩٥٤ في اليابان اللذين سمى دليل المساحة الورقية عند الحد الاعلى لمعدل نمو المحصول بدليل المساحة الورقية المثالية بسبب ان معدل نمو المحصول ينخفض عند زيادة دليل المساحة الورقية اكثر من المثالية . وكان البنجر السكري في تجربة Watson اكثر كفاءة من اللفت الا انه لم يعطي اقصى معدل نمو محصول حتى عند دليل مساحة ورقية مقدارها خمسة .



شكل (٢ ــ ٤) معدل نمو محصولي اللفت kale والبنجر السكري وعلاقته بدليل مساحة الاوراق . وقد أظهر اللفت استجابة دليل مساحة مثالية,Watson 1958)

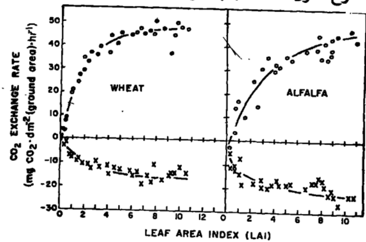
مفاهيم دليل المساحة الورقية الحرجة والمثالية

ان زيادة دليل المساحة الورقية يعني اعتراض اغلب الاشعة الشمسية وهذا بدوره يؤدي الى زيادة معدل نمو المحصول (CGR) سواء كان الكساء الخضري ذو دليل مساحة ورقية حرجة ام مثالية . وبعد الوصول الى اقصى حد من نمو المحصول فان دليل المساحة الورقية الحرجة يختلف عن دليل المساحة الورقية المثالية بسبب التنفس (شكل ٢ ــ ٥) . ويزداد التمثيل الضوئي الى ان يتم اعتراض جميع الاشعاع الشمسي بسطوح الاوراق القائمة بالتمثيل الضوئي . وان اي زيادة في المساحة الورقية سوف تؤدي فقط الى تظليل الاوراق السفلية والتي تكون غير قادرة على تمثيل مواد كاربوهيدراتية كافية لسد متطلبات التنفس . وقد تستخدم نواتج التمثيل من اوراق اخرى (تصبح الاوراق السفلية متطفلة parasitic) مما ينتج عنه انخفاض في معدل نمو المحصول . وتنتج في اغلب الانواع اوراق حديثة في قمة النبات وتصبح الاوراق السفلية مظللة . لقد ظهر بأن الاوراق الكاملة النمو لاتنقل (تستورد) نواتج تمثيل ضوئي من الاوراق الاخرى (Wolf and Blaser 1971) وعلاوة على ذلك فان الاوراق التي تصبح مظللة يكون تنفسها منخفضاً مع انخفاض التمثيل الضوئي (Duncan et al. 1967) . وفي مثل هذه الانواع نتوقع استجابة الى دليل المساحة الورقية الحرجة . وقد ايدت الابحاث التي قام بها



شكل (٢ ـ ٥) التمثيل الضوئي والتنفس في الكساء الخضري وعلاقته بدليل المساحة الورقية . صافي التمثيل الضوئي *(Pa)* عبارة عن الفرق بين التمثيل الضوئي *(Ps)* والتنفس *(Rs)*. وتوضح منحنيات صافي التمثيل الضوئي الفرق بين استجابة دليل مساحة الاوراق الحرجة *(Pa-1)* واستجابة دليل مساحة الاوراق المثالية *(Pa-2)* الناتجة من الفرق بين تنفس الاستجابتان ان صافي التمثيل الضوئي Pa مناظر او مساوي الى معدل نمو المحصول CGR . لاحظ بان اقصى صافي للتمثيل الضوئي (السهم) يحدث عند أقل دليل مساحة ورقية عندما ينخفض مستوى الاشعاع الشمسي .

King and Evans (1967) في استراليا بأن زيادة التنفس تنخفض كثيراً عندما يصل دليل المساحة الورقية الى الحالة الحرجة في الحنطة والجت (شكل ٢ ـ ٦) لذا فان هذه الانواع تكون ذات استجابة حرجة لدليل المساحة الورقية .



شكل (٢ ـ ٦) معدلات تبادل ثاني اوكسيد الكاربون لكساء محصول الحنطة والجت تحت اشعاع فعال للتمثيل الضوئي حوالي ½ ضوء الشمس *(o)* وفي الظلام *(x)* وعلاقته بدليل مساحة الاوراق (King and Evans 1967)

وقد تحصل استجابة لدليل المساحة الورقية المثالية عند تظليل انسجة حديثة. اوضح Pearce واخرون سنة ١٩٦٥ الاستجابة المثالية لدليل المساحة الورقية في حشيش البساتين orchardgrass مع النمو الذي حصل بعد التزهير. وبما ان اوراق حشيش البساتين تستطيل من مرستيمات بينيه intercalary قرب الساق غير المتوسع nonelongated stem فان اجزاء الاوراق القديمة في القسم العلوي من الكساء الخضري تظلل الاوراق الحديثة في اسفل الكساء عند دليل مساحة ورقية عالي. ان انسجة الاوراق الحديثة تستخدم نواتج التمثيل من انسجة الاوراق القديمة كنتيجة لوظيفة نموها. وهذا يؤدي الى زيادة تنفسها والذي لاتستطيع سد متطلباته من التمثيل الضوئي بسبب التظليل وبذلك يحدث استجابة دليل مساحة ورقة مثالية.

وبالرغم من اختلاف تعريف دليل المساحة الورقية الحرجة عن المثالية. فانهما يتصفان بصفات كمية متساوية وهو الحصول على اقصى حد من دليل المساحة الورقية للحصول على اقصى حد من معدل نمو المحصول (Loomis and Williams 1963) وكلاهما يفترض دليل المساحة الورقية التي تعترض أغلب الضوء الساقط عليها.

تخفيف الاشعاع خلال الكساء الخضري للمحاصيل

RADIATION ATTENUATION THROUGH CROP CANOPIES

تعترض المجتمعات النباتية كل من الضوء المباشر وغير المباشر أو الضوء المنتشر (diffuse radiation). وتستلم الاوراق العلوية الاشعاع المباشر وغير المباشر او المنتشر. بينما تستلم الاوراق السفلية في الكساء جزءاً صغيراً من الضوء المباشر. ويصبح الاشعاع غير المباشر أكثر وضوحا بسبب نفاذ الاشعاع خلال الاوراق وانعكاسها من أسطح النبات والتربة. وتتغير كمية ونوعية الاشعة مع العمق في الكساء الخضري بسبب أن الضوء النافذ خلال الاوراق يكون بصورة رئيسية من الاشعة تحت الحمراء. وبما أن النباتات تفضل أمتصاص الطاقة في مجال طول الموجات (٤٠٠ ــ ٧٠٠ نانومير)، فان طول الموجات الاطول من هذا المدى تصبح سائدة في المستويات الواطئة من الكساء. ولهذا السبب في دراسات التمثيل الضوئي تقيس أغلب الاجهزة الاشعاع في مجتمعات المحاصيل الكونتم اومستوى الطاقة بين أطوال الموجات مابين ٤٠٠ ــ ٧٠٠ نانوميتر. لذا فان الاشعاع المقاس يسمى كثافة

تدفق فوتونات التمثيل الضوئي photosynthetic photon flux كمقياس للكونتم او الاشعاع الفعال في التمثيل الضوئي photosynthetically active radiation وهو مقياس للكونتم او الطاقة . ويعني مصطلح الاشعاع radiation في هذا الفصل الاشعاع الفعال في التمثيل الضوئي . لقد وجد بأن تخفيف الاشعاع خلال دخوله الى أسفل كساء النبات يقارب تلوين المحلول او معلق خلايا الطحالب (Monsi and Saeki 1953) . إن هذا الانطفاء يطابق قانون Lambert-Beer للامتصاص ، الذي ينص بأن كل طبقة متساوية السمك تمتص جزءاً متساوياً من الاشعة التي تعترضها . وبالنسبة لكساء النباتات فان الطبقة المتساوية السمك تعتمد على وحدات دليل مساحة الاوراق . وتستعمل المعادلة التالية لقياس الاشعاع :

$$I_i/I_0 = e^{-kL}$$

حيث أن I_0 = الاشعاع الفعال في التمثيل الضوئي فوق الكساء .

I_i = الاشعاع الفعال في التمثيل الضوئي أسفل طبقة (i) للاوراق .

L = دليل مساحة الاوراق لطبقة اوراق(i)

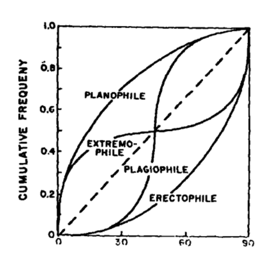
k = معامل الانطفاء وهو ميزة الكساء

e = ثابت اللوغارتم الطبيعي (٢,٧١٨٢٨)

لذا فان كمية ضوء الشمس النافذة خلال الكساء الخضري تتأثر بدليل مساحة الاوراق وطبيعة عرض الاوراق . ويعطي معامل الانطفاء (k) دليل عددي على تخفيف الضوء في الكساء . وان k صفة مميزة لطريقة عرض الورقة في الكساء . والذي يشمل أساساً على زاوية ميل الورقة والطريقة التي تتجمع فيها الاوراق ضمن الكساء .

زاوية ميل الورقة .Leaf Inclination

لقد عرف وشرح de Wit (1965) انواع مختلفة لزاوية ميل الورقة (شكل ٢ ـ ٧) . وتتراوح هذه الانماط المثالية من المنبسطة (افقية) *planophile* حيث تكون اغلب الاوراق قريبة من المستوى الافقي horizontal (الزاوية اقل من ٣٥ درجة من الافق) الى القائمة *erectophile* حيث تكون اغلب الاوراق قائمة vertical (الزاوية اكثر من ٦٠ درجة من الافق).وتبين الدراسات التي قام بها (Trenbath and Angus 1975) كيفية اختلاف الانواع في مطابقة انماط

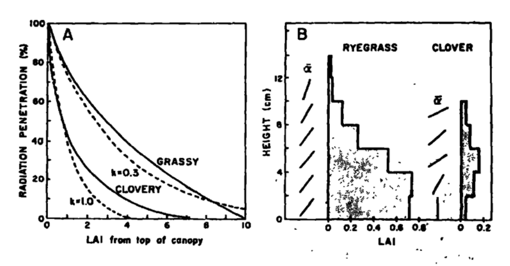


شكل (٢ ـ ٧) توزيعات تكرارية تجميعية مثالية لزاوية ميل الورقة في أربعة انواع من الكساء (de Wit 1965) . يمثل الخط المتقطع النوع الخامس وهو عبارة عن التوزيع المنتظم الذي اقترحه Trenbath and Angus سنة ١٩٧٥ .

مختلفة من زاوية ميل الورقة ، وتشير الدراسات الى ان انواع النباتات قد اظهرت جميع انماط زاوية ميل الورقة ماعدا النوع المختلط **extremophile**

تؤثر زاوية ميل الورقة على اعتراض الضوء وتوزيعه في الكساء الخضري . حيث يحتاج كساء البرسيم ذو زاويـة ميل الورقة الافقية الى مساحة ورقية اقل لاعتراض اغلب الاشعة الساقطة من كساء الحشائش ذات زاوية الميل القائمة (شكل ٢ ـ ٨) . وتقدر قيمة k لكساء البرسيم بحوالي ٠.٦ ولكساء الحشائش بحوالي ٠.٢٥ (Loomis and Williams 1969) . وقد استعمل Warren Wilson سنة ١٩٥٩ تكرار ملامسة الاوراق الخضراء لابر عمودية وافقية تمر من خلال طبقات مختلفة من الكساء لحساب معدل زاوية الاوراق (شكل ٢ ـ ٨) . واضح وجود انماط زاوية ميل افقية للبرسيم وزاوية ميل عمودية لحشيش الشليم .

واستناداً الى نظرية Brougham's سنة ١٩٦ حول دليل مساحة الاوراق الحرج فأن كساء البرسيم في شكل (٢ ـ ٨) يعترض ٩٥٪ من الاشعة عند دليل مساحة ورقية مقدارها (٥) . لذا فان دليل مساحة الاوراق الحرج للبرسيم هو (٥) بينما يستمر معدل نمو محصول الحشائش بالزيادة الى الوصول الى دليل مساحة ورقية حرجة قدرها (٩) .

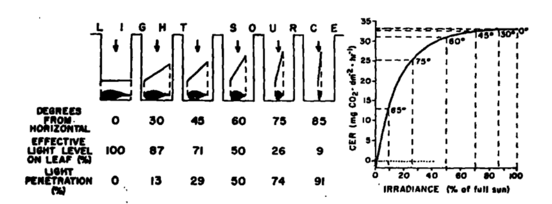


شكل (٢ ـ ٨) . (يسار) تخفيف اشعاع الشمس في كساء النفل والحشائش كدالة لدليل مساحة الاوراق . مقارنة مع معامل الانكسار (K) او ٠,٣ (Stern and Donald 1962) . (يمين) التوزيع العمودي لدليل مساحة الاوراق ومعدل زاوية الورقة α. في كساء حشيش الشيلم والنفل (Loomis and Williams 1969)

وكانت زاوية ميل الورقة لاغلب المحاصيل التي درست من النوع الافقي (Trenbath and Angus) . وقد يكون سبب هذا الانتخاب السابق هو لمنافسة المحاصيل للادغال النامية معها . حيث يتأثر نمو اغلب الادغال بدرجة كبيرة بتظليل المحاصيل لها . وبذلك تقلل نباتات المحاصيل التنافس على الماء والعناصر الغذائية والاشعة بالتظليل الاقصى للادغال خلال مرحلة النمو الخضري .

زاوية ميل الورقة وكفاءة التمثيل الضوئي Leaf Inclination and Photosynthetic Efficiency.

تكون اعلى كفاءة للتمثيل الضوئي للورقة (ثاني اوكسيد الكاربون المثبت بوحدة المساحة) عند مستويات الاشعة الضوئية المنخفضة . وتتشبع اغلب الاوراق الفردية بالاشعة في الضوء المباشر للشمس (شكل ٢ ـ ٩) . وفي الكساء الذي تكون فيه زاوية ميل الورقة افقية يحصل تشبع الاوراق العلوية بالاشعة وينخفض التمثيل الضوئي في الاوراق السفلية بسبب التظليل . ونظرياً يكون الكساء الخضري الذي اوراقه ذات زاوية ميل افقية اكثر كفاءة اذا تم توزيع الاشعة الضوئية بصورة منتظمة فوق اسطح الاوراق . ويمكن الحصول على مثل هذا التوزيع المتساوي للاشعة عندما تكون الاوراق العلوية في الكساء على الاقل ذات زاوية ميل عمودية عندما تكون الشمس في كبد السماء (ارتفاعات عالية) .



شكل (٢ ـ ٩) العلاقة بين زاوية الورقة والاشعاع الشمسي عند سطح الورقة ومنحنى استجابة الضوء لورقة النفل الاحمر.

تخفيف الاشعاع ومعدل نمو المحصول

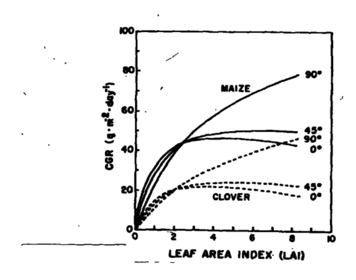
Radiation Attenuation and Crop Growth Rate.

كيف يجب ان تكون الاوراق عمودية ؟ يوضح شكل (٢ ـ ٩) المفاهيم النظرية لزيادة حاصل الكساء الخضري من خلال تعرض الاوراق بصورة اكثر عمودية . على سبيل المثال . عندما تكون زاوية الورقة ٧٥ درجة من الافق ويكون مصدر الاشعة عمودي عليها فانها تعترض ٢٦ ٪ من الضوء الذي تعترضه الورقة التي تكون بوضع افقي وتكون فعالية مستوى الاشعة للورقة العمودية ٢٦ ٪ من الورقة الافقية . بسبب ان استجابة التمثيل الضوئي للاشعة منخنيه-خطيه curvilinear وان كفاءة الاشعة تكون اعلى عند مستويات الاشعة المنخفضة (اشد اضاءة قليلة) . فان الاوراق العمودية تكون اكثر كفاءة بوحدة الاشعة المعترضه . في مثال البرسيم الاحمر (شكل ٢ ـ ٩) . عندما كانت زاوية الورقة ٧٥ درجة من الافق اعترضت ٢٦ ٪ من الضوء وانخفض التمثيل الضوئي للورقة ٣١ ٪ فقط مقارنة مع الاوراق الافقية . يعود الانخفاض القليل في التمثيل الضوئي للاوراق العلوية الى ان الاوراق العمودية تسمح بمرور اشعة اكثر الى الاوراق السفلية . ونظرياً يزداد التمثيل الضوئي ومعدل نمو المحصول للكساء الخضري كثيراً بالوضع العمودي للاوراق عند دليل مساحة ورقية عالية (جدول ٢ ـ ١) .

لاتصل عادة نباتات C_4 الى حالة التشبع باشعة الشمس المباشرة (انظر شكل ١ ـ ٦) وهذا يعني انها تستعمل مستويات اشعة عالية بكفاءة اعلى من نباتات انواع C_3 . الا انها تستطيع استعمال مستويات الاشعة المنخفضة بكفاءة اعلى من الضوء الكامل للشمس . على سبيل المثال . يوضح شكل (٢ ـ ٦) ان معدل تبادل ثاني اوكسيد الكاربون هو ٤٢ ٪ و ٧٢ ٪ عندما تكون مستويات الاشعة عند سطح الورقة ٢٥ ٪ و ٥٠ ٪ من الضوء الكامل للشمس على التوالي مقارنة مع المعدل عند الضوء الكامل للشمس .

وقد استعمل Loomis and Williams (1969) برنامج نموذجي في الحاسب الالكتروني قدروا فيه تأثير زاوية ميل الورقة وكمية الاوراق على معدل نمو المحصول CGR للذرة الصفراء والبرسيم (شكل ٢ ـ ١٠) . وكما سبق شرحه . فان دليل المساحة الورقية الحرج (اعتراض ٩٥ ٪ من الاشعة) يكون منخفضاً للكساء ذو الاوراق الافقية وعالياً للكساء الخضري ذو الاوراق العمودية .

ويعطي الكساء الخضري ذو الاوراق الافقية اعلى معدل لنمو المحصول عند دلائل مساحة ورقية اقل من (٣) . ويحتاج الكساء الخضري ذو الاوراق العمودية دليل مساحة ورقية (٤) او اكثر لاعطاء معدل نمو محصول اعلى من الكساء ذو الاوراق الافقية .



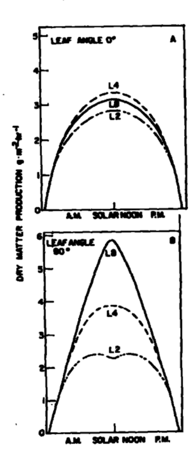
شكل (٢ ـ ١٠) منحنيات معدلات نمو محصول الذرة الصفراء والنفل عند دلائل مساحة ورقية وزاوية ورقية مختلفة مرسومة بالحاسب الالكتروني (Loomis and Williams 1969)

وعند دليل المساحة الورقية المنخفضة يكون التظليل قليل بيْن الاوراق . لذا فان الكساء ذو الاوراق الافقية يتميز على الكساء ذو الاوراق العمودية بسبب ان الاشعة تكون عالية عند سطح الورقة . اما عند دلائل المساحة الورقية العالية فان الكساء ذو الاوراق العمودية يكون هو المفضل بسبب ان الضوء يتوزع بصورة متساوية فوق كساء مساحة الاوراق . وبسبب اعتراض اشعة اقل من قبل الاوراق العليا وبذلك يسمح بمرور ضوء اكثر للاوراق السفلى لاعتراضه .

زاوية الشمس وتخفيف الاشعة ومعدل نمو المحصول

Solar Angle, Radiation Attenuation, and Crop Growth Rate.

ان الشمس لاتكون عمودية دائماً . حيث تتغير زاوية اشعة الشمس الساقطة على كساء المحاصيل يومياً وموسمياً . لقد قاس Duncan وآخرون سنة ١٩٦٧ تأثير زاوية الورقة وكميتها على معدل نمو المحصول CGR اثناء فترة النهار (شكل ٢ ـ ١١) . فوجدوا بانه اثناء الصباح الباكر وفي آخر النهار تكون زاوية اشعة الشمس



شكل (٢ ـ ١١) منحنيات التأثير اليومي لزاوية الورقة ودليل مساحة الاوراق على معدل نمو المحصول لكساء الذرة الصفراء (Dun-can et al. 1967,

قريبة من الافقية لذا فان تأثير زاوية الورقة ودليل المساحة الورقية يكون قليل على معدل نمو المحصول CGR . اما عند الظهيره فتكون الاوراق الافقية ذات ميزه (فائدة) عند دليل مساحة ورقية مقدارها (٢) على الاوراق ذات الزاوية (٨٠ درجة) من الافق ودليل مساحة ورقية مقدارها (٨) .

تباين زاوية ميل الورقة ضمن الكساء

Leaf Inclination Variation within Canopies.

قد تختلف زاوية ميل الورقة في طبقات مختلفة من الكساء الخضري (شكل ٢ ـ ٨) . ولقد سمى Angus و Trenbath الكساء الذي تكون اوراقه العليا عمودية وتصبح افقية بصورة تدريجية كلما اقترب من سطح الارض بالعرض المثالي للاوراق . لقد بين Pendleton واخرون (1968) بان الكساء الخضري للذرة الصفراء الذي كانت فيه الاوراق فوق العرنوص قائمة قد اعطى حاصلاً اكثر من الكساء ذو الاوراق الافقيـة او الكساء الذي وضعت فيه جميع اوراق النبات عمودية بصورة اصطناعية (جدول ٢ ـ ٢) . ويسمح النمط الذي تكون فيه الاوراق العليا قائمة والسفلى افقية في البيئة ذات شدة الاضاءة العالية باعتراض أشعة أقل مما

جدول (٢ ـ ١) العلاقة بين وضع الورقة (زاوية الورقة) والتمثيل الضوئي للورقة ودليل مساحة الاوراق والتمثيل الضوئي الكلي بوحدة مساحة الارض .

زاوية الورقة من الافق	معدل التمثيل الضوئي للورقة (ملغم CO_2 /دسم^2/ ساعة	دليل مساحة الاوراق لاعتراض اغلب الضوء	التمثيل الضوئي الكلي (ملغم CO_2 / دسم ٢ من الارض / الساعة)
صفر	٣٣	١	٣٣
٦٠	٣١	٢	٦٢
٧٥	٢٦	٤	١٠٤
٨٥	١٢	١٠	١٢٠

ملاحظة / اجريت هذه الحسابات من شكل ٢ ـ ٩ .

جدول (٢ ـ ٢) معدل حاصل الحبوب ونسبة النباتات غير المنتجة من دراسة زاوية الورقة

معاملات المقارنة	الحاصل (كغم % هكتار)	نسبة النباتات غير المنتجة
سلالات متشابهة وراثياً للهجين C103 × Hy		
١ ـ اوراق طبيعية	٦٢٠٢ أ*	٢٨ أ
٢ ـ اوراق قائمة	٨٧٦١٩ ب	١٤ ب
تغير زاوية الورقة اليااللهجين بايونير ٣٣٠٦		
١ ـ طبيعي (غير معامل)	١٠٦٨٣ ج	٤ ج
٢ ـ وضعت جميع الاوراق قائمة	١١٣٨٦ ج د	٦ ب ج
٣ ـ وضعت الاوراق فوق العرنوص قائمة فقط	١٢٢٠٢ د	٣ ج

المصدر Pendleton واخرون (1968) .
* المعدلات التي تحمل نفس الحرف لا تختلف معنوياً عند مستوى ٥ ٪ .

يجعل تمثيلها الضوئي اكثر كفاءة الا انها تسمح بمرور اشعة اكثر الى الاوراق السفلية . وعندما تتوزع الاشعة بصورة متساوية على مجموع المساحة الورقية فان الكساء الخضري لايتطلب دلائل مساحة ورقية عالية جداً التي هي ضرورية لانتاج معدل نمو محصول عالي في كساء خضري تكون فيه جميع الاوراق عمودية (Dun- can 1971) •

فوائد ومساوئ الكساء ذو الاوراق العمودية

لقد ذكر (Trenbath and Angus 1975) اربعة دراسات حول البنجر السكري والشعير والرز والشاي تم فيها قياس العلاقة بين معدل نمو المحصول وزاوية ميل الورقة . وكانت معدلات نمو المحصول في الانواع ذات الاوراق العمودية اكثر بمقدار ١٩ ـ ١٠٨ ٪ من معدلات النمو في الانواع ذات الاوراق الافقية .
وقد بينوا من خلال اربعة عشر دراسة حول الحنطة والشعير والرز والذرة الصفراء العلاقة بين زاوية ميل الورقة وحاصل الحبوب .

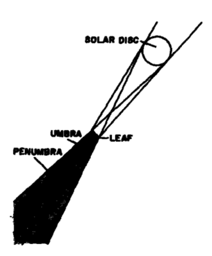
واظهر ثلاث دراسات تفوق الكساء ذو الاوراق العمودية (٥٠ ـ ١٨ ٪) . واظهرت احدى عشرة دراسة تفوق الحاصل في الكساء ذو الاوراق العمودية (٤ ـ ٦٨) . وفي جميع الحالات كان اداء كساء المحاصيل ذات الاوراق العمودية افضل عند الزراعة بكثافات نباتية تعطي دليل مساحة ورقية حرج او تتعداه .

وكانت اغلب الدراسات التي اجريت حول زاوية ميل الورقة على الحشائش . وفي النباتات ذات الاوراق العريضة (ذات الفلقتين) غالباً ماتتغير زاوية ميل الورقة استجابة الى الشمس (حركة الانتحاء الشمسي *heliotropic*) . وتكون عدد من المحاصيل من ضمنها البقوليات والقطن وعباد الشمس ذات استجابة انتماء شمسي (Trenbath and Angus 1975) . هذا وتعرض بعض المحاصيل اوراقها بشكل عمودي الى اشعة الشمس المباشرة . اما البعض الاخر فقد تكون اسطح اوراقها بزاوية ترتبط مباشرة مع اشعة الشمس المباشرة (Ross 1970) . وفي ظروف تواجد الغيوم وجد بان فول الصويا تعرض اوراقها بشكل عمودي الى الجزء الاكثر اضاءة من السماء بينما تحافظ الاوراق على زاوية منفرجة مع اشعة الشمس المباشرة (Kawashima 1969) وقد اجريت دراسات عديدة لتحديد فيما اذا كان بالامكان ثبات هذه الصفة واستعمالها لاعتراض الاشعة الشمسية بشكل افضل .

المسافة بين الاوراق العمودية

تؤثر كثافة الاوراق القائمة على نمط اشعة الشمس داخل الكساء الخضري . وتستلم الورقة التي تكون تحت الوقة العلوية مباشرة كل من الظل المباشر واشعة الشمس المباشرة حسب موقعها . فكلما ابتعدت الورقة في النبات عن الورقة العلوية في الكساء كلما ـ قل ضوء الشمس المباشر والظل بسبب انتشار ظل حواف الاوراق shadow edges (شكل ٢ ـ ١٢) . وقد تكون الاوراق الكبيرة والمتباعدة عن بعضها البعض كأوراق عباد الشمس نمط انتشار ضوئي في كساء النبات مشابهة الى ماهو عليه في النباتات القصيرة كالجت . واذا كانت المسافة بين الاوراق كبيرة وذات زاويا قائمة او رفيعة (مثل الهليون asparagus والصنوبريات conifers) فان الظل من حافات الاوراق سوف ينتشر وتفقد الاختلافات بين الاشعة المباشرة والاشعة المنتشرة (Loomis and Williams 1969) . هذا ويبدو بأن أغلب النباتات قد تطورت حتى اصبحت المسافة بين الواحدة والاخرى ضعف عرضها . وفي تربية الاصناف المتنزمة للانواع المزروعة (مثل الذرة البيضاء والذرة الصفراء) قد تغير عامل المسافة هذا حيث أن الاوراق العريضة تكون متقاربة مع بعضها نسبة الى عرض

الورقة . وقد اقترح (Loomis and Williams 1969) ان ترتيب الاوراق في الاصناف المتقزمة يمكن تحسينه من خلال تقليل عرض الورقة وتقليل عدد الاوراق او ترتيب الاوراق في النبات .



شكل (٢ـ ١٣) . ـ انتشار ظل حواف الورقة في ضوء الشمس المباشر موضحة التغير في الاشباع في الكساء الخضري .

وسائل زيادة استغلال الطاقة الشمسية

ان الحاصل عبارة عن تراكم المادة الجافة مع الزمن . كيف يستغل المحصول الاشعة الشمسية بكفاءة . وما هي طول المدة التي يستطيع فيها المحافظة على كفاءة الاستخدام هذه لكي يولد الحاصل النهائي للمادة الجافة .

مدة بقاء مساحة الاوراق LEAF AREA DURATION

لايجاد علاقة بين حاصل المادة الجافة ودليل مساحة الاوراق دمج Watson (1947) دليل المساحة الورقية مع الزمن وسماها مدة بقاء مساحة الاوراق (LAD) والتي تاخذ بنظر الاعتبار كل من مدة بقاء وحجم انسجة التمثيل الضوئي لكساء المحصول . وفي المحاصيل الحولية تتكون مساحة الورقة الخارجية من البذرة الصغيرة . الا انها تحت ظروف ملائمة تزداد بمعدل اسي exponential . ان حساب المساحة تحت منحنى دليل المساحة الورقية بالوقت يعطي مدة مساحة الاوراق ويعبر عنها

كوقت (مثلاً دليل مساحة ورقية ايام او اسابيع) وهو معدل حاصل ضرب دليل مساحة الاوراق بالوقت من بداية الى نهاية تكوين المساحة الاورقية (مثلاً ٣٦٠ دليل مساحة ورقية ١٠ ايام) .

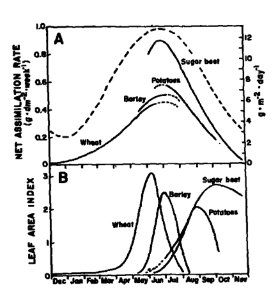
وعادة يوجد ارتباط وثيق بين مدة بقاء المساحة الورقية والحاصل لان اعتراض اشعة الشمس لفترات زمنية اطول يعني انتاج مادة جافة اكثر (جدول ٢ ـ ٣) . وتوجد اختلافات كبيرة في الحاصل الكلي للمادة الجافة وهذا ناتج اساساً من الاختلاف في مدة بقاء فترة التمثيل الضوئي وليس من معدل التمثيل الضوئي. على سبيل المثال ينتج الصنوبر الجنوبي southern pine حاصل مادة جافة جيد في السنة بالرغم من ان معدل التمثيل الضوئي منخفض مقارنة مع الكثير من الانواع الاخرى . الا ان مدة بقاء دليل المساحة الوقية لايأخذ بالحسبان كمية الاشعة الشمسية المتوفرة للتمثيل الضوئي للمحصول ولا تخفيف الاشعة ضمن الكساء الخضري او كفاءة الاوراق في استغلال الاشعة الجاهزة (شكل ٢ ـ ١٣ A) . كما ان التمثيل للاجزاء غير الورقية والتظليل الناجم من الانسجة غير الورقية (مثل الحريرة في الذرة الصفراء) قد يؤثر على استغلال ضوء الشمس بالكساء الخضري للمحصول بغض النظر عن مدة بقاء المساحة الورقية .

جدول (٢ ـ ٣) . المادة الجافة عند الحصاد وعلاقتها بمدة بقاء المساحة الورقية (LAD) ومعدل صافي نواتج التمثيل (NAR) لمحاصيل مختلفة .

المحصول	المادة الجافة عند الحصاد (طن / هكتار)	مدة بقاء المساحة الورقية (اسبوع)	معدل صافي نواتج التمثيل (كغم / دسم٢) / هكتار / اسبوع)	(كغم/دسم ٢ / اسبوع)
الشعير	٦,٧٢	١٧	٤٠٨	./٤٣
البطاطا	٧,٣٢	٢١	٣٤٨	./٣٦
الحنطة	٩,١٣	٢٥	٣٦٠	./٣٨
البنجر السكري	١١,٥٢	٣٣	٣٤٨	./٣٦

المصدر Watson 1947,

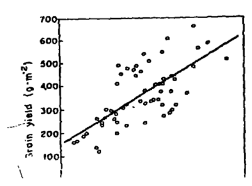
تم الحصاد في نهاية تشرين اول .



شكل (٢ ـ ١٣) منحنيات توضح معدل التغير مع الزمن في (A) ، معدل نواتج التمثيل و (B) دليل مساحة الاوراق لانواع نباتية مختلفة . المساحة تحت كل دليل مساحة ورقية تمثل مدة بقاء المساحة الورقية LAD (Watson 1947.) يمثل الخط المتقطع في A مستويات الاشعاع النسبي في انكلترا خلال السنة . لاحظ بان معدل نواتج التمثيل ذو علاقة وثيقة بمستوى الاشعاع .

ويمكن قياس مدة بقاء المساحة الورقيه بسهولة حيث انها ترتبط بحاصل المادة الجافة وهي تعطي دليل على انتاجية الحاصل . ويمكن ان تعطي قياس جيد لحاصل حبوب الحنطة اذا قيست من ظهور السنبلة الى النضج بالرغم من ان التمثيل الضوئي بالسنبلة يسهام بدرجة كبيرة في حاصل الحبوب . وبسبب ان اغلب الكاربوهيدرات في حبوب الحنطة تأتي من التمثيل الضوئي بعد ظهور السنابل وبسبب ان فترة بقاء التمثيل الضوئي للسنبلة يرتبط بمدة بقاء المساحة الورقية ، لذا فان مدة بقاء المساحة الورقية LAD يجب ان ترتبط بالحاصل . وقد اظهرت بعض الدراسات التي ذكرها Evans (1975) بأن مدة بقاء المساحة الورقية يمكن ان تسهام بحوالي نصف التباين في حاصل الحبوب ، بالرغم من وجود اختلافات كبيرة في المناخ والعمليات الزراعية والاصناف شكل (٢ ـ ١٤) .

وتعد مدة بقاء المساحة الوقية مقياس كفوء لتقدير او توقع كمية الحاصل وهي فقط تقدير لاستغلال اشعة الضوء بالزمن . وتعطي القياسات الحقيقية للاشعة والاشعة المعترضة مع الزمن ارتباطاً مع الحاصل افضل بكثير من مدة بقاء المساحة الورقية .

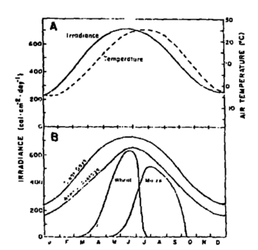


شكل (٢ ـ ١٤) العلاقة بين حاصل الحبوب ومدة بقاء المساحة الورقية بعد ظهور سنابل الحنطة في مدى من الظروف البيئية (Evans et al. 1975, .

التداخل بين الطاقة الشمسية ودرجة الحرارة

يعد حاصل المادة الجافة الكلي للمحصول تجمع او تراكم صافي تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون خلال موسم النمو الكلي . وتغير بعض العوامل البيئية التوقعات خلال موسم النمو . واحياناً يزداد حاصل المحصول بسبب استفادة النباتات من هذه التغيرات .

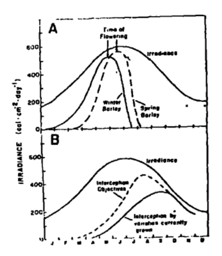
وفي المناطق المعتدلة تعد مستويات الطاقة الشمسية ودرجات حرارة الهواء والتربة العاملان البيئيان الرئيسيان اللذان يتغير توقعهما خلال موسم النمو . وحيث ان درجات حرارة السطح عند اي موقع تتأثر بالدرجة الرئيسية بكمية الطاقة الشعاعية المستلمة . وهكذا فان هذين العاملين يتغيران سوية . الا ان الارض تحافظ على بعض الطاقة المتبقية ، وهي تحتاج الى وقت لرفع درجة حرارتها او خفضها اعتماداً على التغييرات الحاصلة في الطاقة الشمسية المستلمة وهذا يؤدي الى ايجاد فجوة في الوقت بين اقل مستوى للطاقة الشمسية واعلى درجة حرارة (شكل ٢ ـ ١٥ A) . وبسبب فجوة الوقت هذه فان مستويات الطاقة الشعاعية عند درجة حرارة معينة تكون اعلى في فصل الربيع من فصل الخريف (شكل ٢ ـ ١٥ A) . وبسبب وجود ارتباط كبير بين معدل نمو المحصول واعتراض الطاقة الشعاعية فان حدوث دليل مساحة ورقية اثناء الفترة التي تكون فيها الطاقة الشعاعية تعطي القدرة على انتاج اعلى حاصل .



شكل (٢ ـ ١٥) الاشعاع الموسمي وعلاقته مع (A) درجات الحرارة الموسمية و (B) إعتراض الاشعاع بمحصولي الحنطة والذرة الصفراء . هذه المنحنيات مبينة على أساس المناخ القاري حوالي خط عرض ٤٢ درجة شمالاً .

تختلف المحاصيل في مدى درجة الحرارة التي يجب ان تنمو فيها . فان المحاصيل التي تنمو تحت ظروف باردة (تنمو عند درجة حرارة صغرى اساسية مقدارها ـ ٥°م كالحنطة) تكون ذات قابلية افضل في قدرتها على انتاج دليل مساحة ورقية حرج بوقت مبكر من موسم النمو بحيث يتوافق مع وقت وجود اعلى طاقة شمسية (شكل ٢ ـ ١٥ A) . ويصبح هذا التداخل بين درجة الحرارة والطاقة الشمسية اكثر وضوحاً عند خطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء .

ان التحدي الذي يواجهه علماء فسيولوجيا المحاصيل ومربو النبات هو تطوير نباتات باستطاعتها تكوين مساحة ورقية كافية قبل وصول الطاقة الشعاعية حدها الاقصى والمحافظة على مساحة ورقية فعالة خلال الفترة الرئيسية لتوفر الطاقة الشمسية المرتفعة . وتختلف معدلات المساحة الورقية بين الشعير الشتوي والربيعي (شكل ٢ ـ ١٦ A) . حيث ينمو ويتكون الشعير الشتوي بوقت مبكر بسبب انه لايزرع في الربيع لذا فانه يزهر ويموت قبل الشعير الربيعي . وتصل المساحة الورقية العظمى في كلا النوعين خلال فترة وجود اعلى مستويات من الطاقة الشمسية . هذا ونمثل المساحة تحت منحنى الاشعة لكل شكل كمية الطاقة الشمسية المخزنة والتي تتناسب مع اعلى حاصل ممكن .



شكل (٢ ـ ١٦) الاشعاع التقريبي في إنكلترا وعلاقته (A) باعتراض الاشعاع الشمسي بمحصولي الشعير الشتوي والربيعي و (B) إعتراض الاشعاع الشمسي بمحصول البنجر السكري باستعمال اصناف مستنبطة حديثاً ورعاية محصول جيدة . ونمط اعتراض الضوء الذي يهدف مربي النبات الحصول عليه (Ivins 1973)

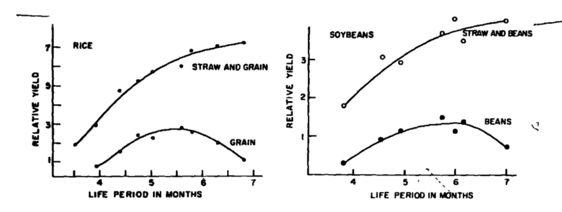
ولاجل تكوين مساحة ورقية مبكرة لمحصول يزرع في الربيع يجب عادة ايجاد التراكيب الوراثية التي تنمو وتتكون في درجات حرارة منخفضة وتكون مقارنة للانجماد. ويقوم مربوا النبـات في المناطق المعتدلة بانتخاب محاصيل عديدة لزيادة مقاومتها للبرودة حتى يمكن زراعتها بوقت مبكر ليصل فيها دليل المساحة الورقية بوقت مبكر في موسم النمو . وقد اوضح Ivins (1973) بأن زيادة حاصل البنجر السكري في الزراعة المبكرة كان بسبب تكوين مساحة ورقية اكثر واعتراض طاقة شمسية اكثر بوقت مبكر من موسم النمو (شكل ٢ ـ ١٦ B) .

الفترة المثالية لحاصل البذور

نظرياً كلما طالت المرحلة العظمى لصافي نواتج التمثيل بوحدة مساحة سطح التربة كلما كان انتاج المادة الجافة الكلية اعلى مايمكن وبالتالي زيادة الانتاج الثمري او الاجزاء الاخرى للنبات . وتؤيد بعض البيانات هذا المفهوم وعلى سبيل المثال . في المناطق المعتدلة ان أحسن الاصناف المتأخرة النضج تعطي حاصلاً أعلى من أفضل الاصناف المبكرة النضج .

ويبدو ان المناطق الاستوائية متميزة على المناطق المعتدلة في هذا المجال . حيث ان طول فترة النمو الخضري غير محددة بدرجات الحرارة لذا يمكن استعمال اصناف ذات فترة نمو خضري طويلة الانتاج حاصلاً عالياً . اما Best (1962) فقد اوضح بأن هذا الافتراض غير صحيحاً واكد على وجود عوامل اخرى تلعب دوراً مهماً وربما يمكن اعتبارها تحت عنوان شيخوخة النبات .

وتبين الامثلة في شكل (٢ ــ ١٧) التي درس فيها حاصل البذور كدالة لفترة النمو الخضري بأستعمال صنف حساس للفترة الضوئية لكل من الرز وفول الصويا وقد حصل على تبايناً في طول فترة النمو الخضري عند استعمال اشعة بديلة ضعيفة . بينما تم المحافظة على كمية قياسية من ضوء النهار خلال ٢٤ ساعة .



شكل (٢ ــ ١٧) تأثير طول فترة النمو الخضري على حاصل فول الصويا والرز مع وبدون القش (التبن) . لقد تم تنظيم طول فترة النمو الخضري بمعاملات الفترة الضوئية مع إستخدام نفس كمية الضوء اليومية الفعالة في التمثيل الضوئي لجميع المعاملات (Best 1962,) .

وفي هذه الاشكال رسم Best خطأ بيانياً لحاصل البذور مع طول فترة النمو الخضري . وتوضح الخطوط البيانية ان هناك بعض فترات نمو خضرية مثالية لانتاج البذور لاترتبط مع انتاج الحد الاقصى من المادة الجافة .

وقد ذكر Best بأن الضوء وطول الفترة الضوئية قد لاتكون ملائمة للانتاجية العالية للتمثيل الضوئي في المناطق الاستوائية . وهكذا يمكن القول بأن المعدلات العالية لانتاج المادة الجافة للحبوب في فترة قصيرة نسبياً . تكون افضل في المناطق المعتدلة . وان المحاصيل التي تكون نواتجها الاجزاء الخضرية (مثل القصب السكري . المانهوت cassava ومحاصيل العلف) ذات معدلات إنتاج ثابتة من المادة الجافة ربما يكون انتاجها افضل في المناطق الاستوائية . كما أشار Best الى

وجود تأثير مميز لدرجة الحرارة على توزيع المادة الجافة فـي المحصـول حيث تلائم درجات الحرارة المنخفضة إنتقال المادة الجافة الى الحبة .

الكثافة النباتية :

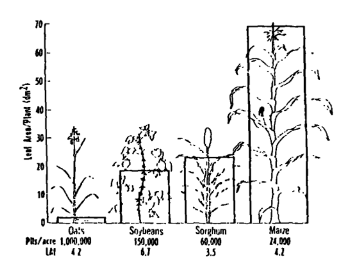
لاجل اعتراض الطاقة الشعاعية بصورة كفوءة بواسطة سطح المحصول يتطلب وجود مساحة ورقية كافية وتوزيع منتظم لعمل تغطية كاملة لسطح الارض . ويمكن الحصول على هذا بتنظيم الكثافة النباتية وتوزيعها على سطح الارض .

وتوضح قياسات دليل المساحة الورقية ومعدل نمو المحصول في مجتمعات المحاصيل الكبيرة كيف تنتج المحاصيل حاصلاً عالياً . الا انها صعبة القياس . ولاسباب عملية وتطبيقية يستخدم منتجي المحاصيل الكثافة النباتية (عدد النباتات بوحدة المساحة) والحاصل النهائي .

عوامل النبات والبيئة المؤثرة على الكثافة المثالية :

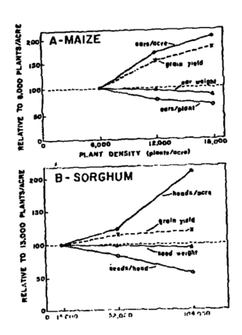
يجب اختبار الكثافة النباتية الاكثر ملائمة على اساس العوامل النباتية والبيئية التالية :

١ ـ حجم النبات (والذي اساساً يعكس المساحة الورقية للنبات) . ويبين شكل (٢ ـ ١٨) مقارنة لاربعة انواع هي الشوفان وفول الصويا والذرة البيضاء والذرة الصفراء عند الكثافة النباتية الاعتيادية المستعملة لكل نوع والتي تعطي دلائل مساحة ورقية مقدارها ٤,٢، ٦,٧، ٣,٥، ٤,٢ على التوالي. وتحدد مساحة الاوراق بالنبات عدد النباتات المطلوبة لتكوين دليل مساحة ورقية حرجة .
تحوى هجن الذرة الصفراء المتأقلمة لخطوط العرض الشمالية على ورقة او اكثر مما تحوية الهجن المتأقلمة للمنطقة الجنوبية في الولايات المتحدة . لذا فهي تتطلب كثافة نباتية اعلى لانتاج حاصل عالي . وقد يحور ميل زاوية الورقة دليل المساحة الورقية الحرجة . لذا يجب تحديد الكثافة النباتية نسبة الى هذه المتغيرات .



شكل (٢ ـ ١٨) المساحة الورقية بالنبات لاربع انواع محاصيل بكثافات غالباً ما تستخدم في الزراعة ودلائل المساحة الورقية الناجمة عنها .

٢ ـ الاشطاء و / أو التفرعات . يعد التفرع طريقة فعالة لزيادة المساحة الورقية بالنبات . ويقلل حساسية الحاصل للكثافة النباتية . ففي نباتات الذرة البيضاء التي تكون اشطاء (تفرع من العقدة القريبة من أو تحت سطح التربة ازداد عدد الرؤوس heads بالهكتار قليلاً عند تغيير الكثافة النباتية من ٣٢,٠٠٠ الى ١٢٨,٠٠٠ نبات بالهكتار (شكل ٢ ـ ١٩) . وهذا يشير الى ان النبات الواحد قد اعطى اكثر من ثلاثة اشطاء في كثافة ٣٢,٠٠٠ نبات هكتار . وعندما تم مضاعفت عدد النباتات من ١٢٨,٠٠٠ الى ٢٥٦,٠٠٠ نبات بالهكتار تضاعف عدد الرؤوس بالهكتار ايضاً . مشيراً الى تكوين اشطاء قليلة عند كثافة ١٢٨,٠٠٠ نبات / هكتار . ولم تؤدي زيادة الكثافة النباتية الى زيادة حاصل الحبوب بسبب ان زيادة الرؤوس بالهكتار قد ادت الى خفض عدد البذور بالرأس الواحد هذا ولا تعطي اصناف الذرة الصفراء الحديثة اشطاء كثيرة حتى عند زراعتها بكثافات نباتية منخفضة . وعادة تعطي عرنوصاً واحد بالنبات . لذا فان حاصل الذرة الصفراء اكثر حساسية لتغيير الكثافة النباتية من الذرة البيضاء بسبب ان كل من المساحة الورقية وعدد العرانيص بوحدة المساحة يزداد أو ينخفض عند تغيير الكثافة النباتية . ولا تملك الذرة الصفراء المرونة كبقية انواع المحاصيل الاخرى التي تستطيع زيادة المساحة الورقية وعدد الوحدات الانتاجية بواسطة التفرع عند زراعتها بكثافات نباتية واطئة .



شكل (٢ ـ ١٩) تأثير الكثافة النباتية على الحاصل ومكوناته لـ (A) الذرة الصفراء لا يكون اشطاء و (B) للذرة البيضاء . يكون أشطاء .

٣ ـ الاضطجاع

تؤدي زيادة الكثافة الى تكوين نباتات وسيقان صغيرة وضعيفة واحياناً طويلة لذا يتطلب استخدام اصناف ذات سيقان قوية أو خفض الكثافة النباتية لتقليل الاضطجاع (ميل أو سقوط النباتات على بعضها) . ويؤدي الاضطجاع الى تقليل الحاصل المحصود وذلك بوضع البذور قريبة من سطح التربة بحيث لا تستطيع الالات حصادها . وينخفض الحاصل ايضاً من خلال عدم تعرض الاوراق لاشعة الشمس بصورة صحيحة .

٤ ـ انخفاض عقد الثمار :

تنخفض قدرة النبات على انتاج الازهار وعقد الثمار أو انها تجهض عند زيادة الكثافة النباتية . وهذا يقلل احتمال زيادة حاصل البذور بواسطة كمية نواتج التمثيل التي تستطيع البذور خزنها .

وتوثر العوامل البيئية على الكثافة النباتية المثالية للحاصل . وتشمل العوامل البيئية الرئيسية على (١) الاشعة الضوئية (٢) الرطوبة (٣) خصوبة التربة . وان نقص أي من هذه العوامل البيئية يؤدي الى خفض الكثافة النباتية المثالية لانتاج اقصى حاصل . هذا وتنافس الادغال نباتات المحاصيل على العوامل البيئية والتي بدورها تقلل الكثافة النباتية المثالية .

الكثافة النباتية والحاصل

تؤكد الابحاث العديدة التي لخصها Holliday (1960 a,b) على وجود نوعين من التداخل بين الكثافة النباتية والحاصل التي تحدث عند زيادة الكثافة النباتية للمحصول . وتعتمد هذه الاختلافات فيما اذا كان الحاصل ناتج نمو النبات من الطور التكاثري reproductive phase (حاصل البذور) أو ناتج من طور النمو الخضري vegetative phase والاعتبار الرئيسي هو هل ان الحاصل الاقتصادي هو مكونات النبات مثل (وزن البذور) أو النبات الكلي (الحاصل البايولوجي biological yield) ولتوضيح الحاصل من مرحلة النمو التكاثري فقد استخدمت بيانات حبوب الحنطة من الدراسات التي اجريت في انكلترا . واوضحت هذه البيانات استجابة على شكل منحني قوسي parabolic response curve (شكل ٢ ــ ٢٠) . حيث يكون هذا المنحني مستقيم من الاعلى وهو يمثل الحاصل المثالي ثم ينخفض الحاصل من كلا الجانبين . وعندما يكون حاصل البذور هو الناتج المرغوب فهناك كثافة نباتية مثالية بعدها يمكن ان تكون الكثافة النباتية عالية جداً بسبب ان نواتج التمثيل الاخرى تتوزع اكثر الى النمو الخضري أو للمحافظة على التنفس بدلاً من نمو البذور .

ويمكن ان يطابق منحني حاصل البذور معادلة التربيع التالية (شكل ٢ ــ ١٩)

$$Y = a + bx - cx^2$$

حيث أن Y = الحاصل بوحدة المساحة

x = الكثافة النباتية (عدد النباتات / المساحة)

a, b, c = ثوابت الانحدار

وفي حالة كون الحاصل متاتي من المادة الخضرية للنمو فان استجابة الحاصل لزيادة الكثافة النباتية تكون ممثله بمنحني asymptotic

وهو مشابهة لدليل المساحة الورقية الحرجة . وفي هذه الحالة من الضروري الحصول على كثافة نباتية عالية لاعتراض اقصى اشعة شمسية ممكنة . وعندما تكون الكثافة عالية جدا فان الخسارة الوحيدة تكون من تكاليف الزيادة في البذور . وهذا يوضح جزيئا لماذا يوصى باستخدام معدلات بذار عالية احيانا للمحاصيل العلفية . وبالرغم من ذلك لاتوجد خسارة من استخدام كثافات نباتية اكثر من الكثافة الحرجة . كما لاتوجد ايضا اية فوائد بسبب اعتراض ١٠٠ ٪ من اشعة الشمس فقط . واحيانا من الصعب الحصول على كثافة منتظمة لمحاصيل العلف لذلك يوصى باستخدام معدلات بذار عالية جدا .

ويمكن توضيح منحني الحاصل البايولوجي .

شكل (٢ ـ ٢٠) بالمعادلة المسماة rectangular hyperbole التالية :

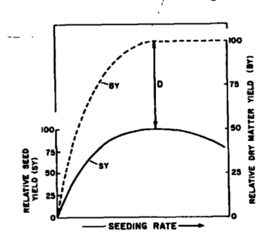
$$Y = Ax\ 1/(1 + Abx)$$

حيث ان Y = حاصل المادة الجافة بوحدة المساحة

A = الحد الاقصى للحاصل الظاهري للنبات

x = عدد النباتات بوحدة المساحة

b = معامل لانحدار الخطي



شكل (٢ ـ ٢٠) تأثير زيادة معدل البذار على حاصل البذور (SY) والمادة الجافة او الحاصل البيولوجي (BY) للمحصول . يتوقف منحنى الحاصل البيولوجي عندما يصل منحنى حاصل البذور اقصى حد .

وفي هذه المعادلة يمثل $1/(1 + Abx)$ الحالة التي ينخفض فيها الحاصل الاقصى للنبات (A) بسبب زيادة التنفس بين النباتات الناتج من استخدام كثافة نباتية عالية .

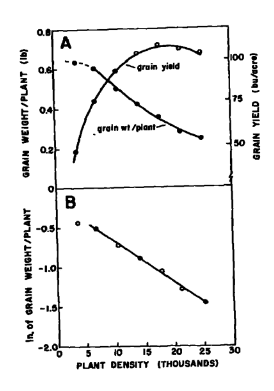
ويمكن ان تسمى (A) بعامل التنافس *competition factor* .

وبينما تم تقدير العلاقة بين الكثافة النباتية والحاصل في دراسات عديدة الا ان المقاييس الثلاثة وهي الكثافة النباتية وحاصل المادة الجافة وحاصل الحبوب لم يتم قياسها معاً في اغلب الاحيان . وتبين البيانات من الدراسات الستة التي عرضها Donald (1963) بان قمة حاصل البذور في كل حالة تحدث تقريبا عند الكثافة النباتية التي يتوقف عندها الحاصل البايولوجي (حاصل المادة الجافة) (شكل ٢ ـ ٢٠) .

لذلك فان حاصل الحبوب يملك دليل مساحة ورقية مثالية عند المساحة الورقية الحرجة للمحاصيل البايولوجية . وان اية زيادة في الحاصل الكلي بوحدة المساحة بسبب اضافة نباتات أخرى عند هذه الكثافة سوف تتعامل بالنقصان الحاصل بوزن النبات .

وبدون شك ان هذه العلاقات تمثل الظروف التي يكون فيها الضوء أو العناصر الغذائية عوامل محددة وهي حالة وقتية لا تستمر وعلى سبيل المثال . تحت الظروف التي ينفذ الماء فيها قبل تكوين البذور .

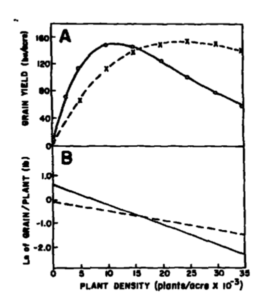
وقد عرض Duncan (1958) مناقشة جيدة للعلاقة بين الكثافة النباتية وحاصل الذرة الصفراء مع تأكيد خاص على التداخل بين النباتات والحاصل بالنبات الواحد . وقد كون الفرضية التالية التي برهنها بنتائج من عدد من التجارب الحقلية . وتنص على ان لوغارتم معدل حاصل النباتات الفردية ذو علاقة خطية سالبة مع الكثافة النباتية (شكل ٢ ـ ٢١) . واستنتج بانه يمكن زراعة صنف الذرة الصفراء بكثافتين نباتيتين مختلفتين كثيراً (١٥,٠٠٠ الى ٦٢,٠٠٠ نبات / هكتار) وقد حسب الكثافة التي تعطي اقصى حاصل ممكن توقعه من ذلك الصنف .



شكل (٢ ـ ٢١) مثال حول العلاقة بين حاصل الحبوب بالنبات وحاصل الحبوب بالايكر عند زيادة الكثافة النباتية . (A) يمثل العلاقة الرياضية (الحسابية) (B) يمثل العلاقة اللوغارتمية (Duncan 1958) .

وينخفض حاصل النبات عند زيادة عدد النباتات . ويمكن توضيح هذه العلاقة برسم حاصل النبات على اوراق بيانية لوغارتمية خاصة . وبما ان المنحني يكون خط مستقيم فنحتاج ان نعرف فقط الحاصل بالنبات عند كثافتين نباتيتين . وان الحاصل بالهكتار عبارة عن حاصل النبات مضروب بالكثافة النباتية اذن يمكن حساب الحاصل لاي كثافة نباتية ورسم النتائج على اوراق بيانية خاصة (شكل ٢ ـ ٢٢) . وعند مقارنة المنحنى الورغارتمي مع المنحنى الحسابي في شكل (٢ ـ ٢٢) يمكن ملاحظة انه كلما كان المنحدر اللورغارتيمي ذو استواء اكثر كلما ازدادت الحاجة الى كثافة نباتية اعلى لانتاج اقصى حاصل .

وقد علق Willey and Heath على فرضية Duncan مايلي ، يبدو انه من الافضل في التطبيق شمول كثافة نباتية وسطية ، حيث ان النقطة المحسوبة للحاصل الاقصى ليست بعيدة من المعاملة التجريبية .



شكل (٢ ـ ٢٢) مثالين تبين العلاقة بين حاصل الحبوب بالنبات والكثافة النباتية . ويمثل الاختلاف بين المثالين الاختلاف بين الاصناف او اختلاف الظروف البيئية (مثل الخصوبة والرطوبة ونوع التربة) (1958 Duncan) .

استجابة النبات لتغير الكثافة النباتية :

لقد قدم Donald (1963) توضيحاً لاستجابة النبات لتغير الكثافة النباتية واعتمد كل من **Donald** و Duncan (1969) بصورة كبيرة على اعمال Hozumi ، **et. al.**(1955) اللذين درسوا حاصل النباتات المتقاربة او المتجاورة .

واقترح Donald بان الزيادة الكبيرة في وزن وعدد البذور في النورة الزهرية في الكثافات النباتية الوسطى يعود الى وقت التنافس بين النباتات *intraplant* competition والتنافس ضمن النبات الواحد *interplant* competition . هذا وينعدم التنافس خلال المراحل الاولى من النمو في كلا النوعين وذلك عند زراعة النباتات على مسافات واسعة (اوطاء كثافة نباتية) . وتتكون منشئات الازهار Flower primordia باعداد كبيرة في كل نبات . وعند تقدم النمو . يكون هناك تنافس قليل بين النباتات وتنافس اقل ضمن النبات الواحد حتى بعد التزهير وعقد البذور . ويؤدي حمل النورات الزهرية الكبيرة الى حصول تنافس على نواتج التمثيل بين النورات الزهرية وبين البذور على نفس النبات . اي تنافس ضمن النبات الواحد . ان هذا الفقد في الكفاءة عند الزراعة على مسافات واسعة يعكس

تنافس كبير ضمن النبات الواحد مؤدياً الى انتاج عدد اقل من البذور بالنورة وتقليل حجم البذور مقارنة مع الكثافة النباتية العالية . لذا فان التنافس ضمن النبات الواحد يشتد في الكثافات النباتية الواطئة .

ويبدو ان التنافس بين النباتات في الكثافات النباتية العالية نسبياً يبدا في وقت نشوء او تكوين الازهار . وينخفض عدد منشئات الازهار المتكونة بكل نبات بدرجة كبيرة ، ويتحدد مقدار هذا الانخفاض بقابلية النبات على التنافس مع النباتات الاخرى كلما اشتد التنافس . ويصل عدد البذور بالنواه الزهرية وبوحدة المساحة حدها الاقصى . هذا وان الكثافات النباتية العالية لا تزال تؤدي الى خفض عدد البذور مسبباً انخفاض وقت تكوين منشئات الازهار .

توزيع النباتات ومسافة الزراعة :

كان الافتراض خلال هذا الفصل ان النباتات موزعة بشكل منتظم في الحقل مكوننا كساء منتظماً للاوراق التي بدورها تعترض الاشعة الشمسية بصورة منتظمة . ومع ذلك فان الحال ليس كذلك في المحاصيل المزروعة ، حيث توضع البذور في التربة باستعمال بادرة الية (ميكانيكية) ويتم ذلك عادة في خطوط متقطعة او منفصلة . وكلما كانت المسافة واسعة بين خطوط الزراعة كلما ازداد عدد البذور التي تزرع بالبادرة بطول الخط للمحصول عند كثافة نباتية معينة .

ان هدف انتاج حاصل عالي هو اعتراض اكثر اشعة شمسية ممكنة ، وتعطي الزراعة على مسافات متساوية اقصى اعتراض للضوء وبوقت مبكر (شكل ٢ ــ ٢٣) .

وعند زيادة المسافة بين خطوط الزراعة تصبح المسافة بين النباتات غير منتظمة ويحدث تنافس مبكر بين النباتات .
وعندما تزداد المسافة بين النباتات ضمن الخط الواحد يجب ان تقل المسافة بين الخطوط للحصول على الكثافة النباتية المعينة . ان العامل الرئيسي الذي يحدد المسافة بين النباتات هو الكثافة النباتية . وان نفس العوامل التي تؤثر على الكثافة النباتية تؤثر على المسافة المثالية بين خطوط الزراعة .

Row Spacing	In-row Spacing	Row / In-row Ratio	MAIZE 26,000 plants/acre (64,000 plants/ha)	Row Spacing	In-row Spacing	Row / In-row Ratio	SOYBEANS 105,000 plants/acre (260,000 plants/ha)	GROUND COVER at beginning bloom
40"	6"	6.7		40"	1.5"	26.7		
30"	8"	3.8		30"	2"	15.0		
20"	12"	1.7		20"	3"	6.7		
10"	24"	≅1.0		10"	6"	1.7		

شكل (٢ ــ ٢٣) يبين نمط زراعة بذور الذرة الصفراء وفول الصويا على مسافة ٤٠ و ٣٠ و ٢٠ و ١٠ . انج بين الخطوط . كما يبين الشكل ايضاً الغطاء الارضي لمسافات الزراعة المختلفة لفول الصويا .

وتكون استجابه نباتات المحاصيل ذات المساحة الورقية العالية بالنبات التي تزرع بكثافات نباتية منخفضة (مثل الذرة الصفراء) اقل لتقليل المسافة بين مسافات الزراعة من نباتات المحاصيل الاصغر المزروعة بكثافات نباتية عالية (مثل فول الصويا) .

اجرى Shibles and Weber (1966) مقارنة تقليدية لصنف فول صويا النبات كبير النبات ('Hawkeye') باستعمال كثافات نباتية ومسافات زراعة متباينة (جدول ٢ ــ ٤) . واظهرت دراستهما بان توليفة معينة من تكوين مساحة ورقية مبكرة ، واقصى اعتراض للطاقة الشمسية ، وظروف تقليل الاظطجاع ، وانتقال كفوء للمادة الجافة الى البذور كان مطلوباً للحصول على اعلى حاصل . وحصلوا على ٣٣ ٪ زيادة في الحاصل بتقليل المسافة بين الخطوط من ١٠٢ الى ٢٥ سم (٤٠ ــ ١٠ انج) باستخدام ٢٤٧,٠٠٠ نبات / هكتار .

ويؤثر قوام النبات على الكثافة النباتية المثالية . وتكون عادة نباتات فول الصويا المزروعة بوقت متاخر من الموسم قصيرة القوام بسبب التزهير المبكر المحث بالفترة الضوئية . لذلك يجب زيادة الكثافة النباتية وتقليل المسافة بين خطوط الزراعة للحصول على اقصى قدرة للمحاصيل مقارنة مع نباتات فول الصويا ذات القوام الطويل .

جدول (٢ ـ ٤) . تأثير المسافة بين الخطوط والكثافة النباتية على دليل المساحة الورقية (LAI) واعتراض الطاقة الشمسية والتفرع والحاصل ونسبة الوزن الجاف للبذور من الوزن الكلي للنبات

المعاملة	عدد النبات بالقدم الواحد للخط	المساحة الورقية لاعتراض ٩٥ ٪ من الضوء	عدد الايام للحصول على دليل مساحة ورقية يعترض ٩٥ ٪ من الضوء	عدد التفرعات بالنبات	الحاصل ٪	نسبة وزن البذور الى وزن النبات الكلي
الكثافة النباتية						
٢٥٠٠٠	١	٣,٣	٦٩	٩,٠	١٠٨	٣١
٥٠٠٠٠	٢	٣,١	٦١	٤,٠	١٢٣	٢٧
١٠٠٠٠٠	٤	٣,٦	٥٧	٠,٥	١١٥	٢٧
٢٠٠٠٠٠	٨	٤,٠	٥٢	٠,١	١٠٠	٢١
المسافة بين خطوط ٢ الزراعة (انج)						
٥	١	٣,٦	٥٣	١,٢	١٢٦	
١٠	٢	٣,٦	٥٥	١,١	١٣٣	
٢٠	٤	٣,٦	٥٧	٠,٥	١١٥	
٤٠	٨	٤,٢	٦٦	٠,٦	١٠٠	

المصدر :

١ ـ عدد النباتات / ايكر - مزروعة على مسافة ٢٠ انج

٢ ـ ١٠٠,٠٠٠ نبات / ايكر

وتحت الظروف غير الملائمة لايزداد الحاصل بتقليل المسافة بين خطواط الزراعة لاغلب المحاصيل . لقد اختبر Taylor (1980) النظرية التي تنص على ان زراعة فول الصويا على مسافات واسعة يعطي حاصلاً مشابها لحاصل النباتات المزروعة على مسافات ضيقة في السنوات التي يكون فيها توفر الماء قليلا . وقد انتجت النباتات المزروعة على خطوط ضيقة (٢٥ سم) حاصلا اكثر بمقدار ١٧ ٪ من النباتات المزروعة على خطوط واسعة (١٠٠ سم) وذلك في السنوات التي كان فيها الماء متوفراً وخلال سنتين عندما كان الماء المتوفر منخفضاً لم تحصل اية اختلافات في حاصل البذور بين مسافات الزراعة ٢٥ ، ٥٠ ، ٧٥ ، ١١٠ سم اما في السنوات الجافة فقد حدث نقص ماء شديد اولا في خطوط الزراعة الضيقة مؤدياً الى تكوين نباتات قصيرة ودليل مساحة ورقية قليلة .

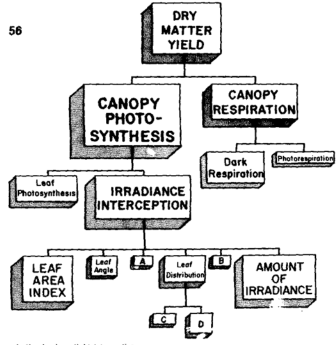
ان الادغال تنافس نباتات المحاصيل على العوامل البيئية ، لذا فان المكافحة الجيدة للادغال مهمة لانتاج حاصل عالي . وتكون مكافحة الادغال صعبة عند الزراعة على خطوط ضيقة . ولاحظ Weber (1962) بان فول الصويا المزروعة على مسافة ١٦ ـ ١٩ سم بين الخطوط قد اعطت حاصلاً اقل من النباتات المزروعة على مسافة ٥٣ ـ ٧١ سم (٢١ ـ ٨ انج) بين الخطوط بسبب المكافحة الجيدة للادغال . وعند الزراعة على مسافات ضيقة يجب استخدام كثافات نباتية عالية لضمان تكوين كساء خضري سريع ينافس بنجاح نمو الادغال (Shibles and Green 1979) .

ويبدو ان استخدام المسافات الضيقة بين النباتات هي احدى الخطوات من سلسلة تؤدي الى انتاج اعلى حاصل للمحاصيل . ولاجل انتاج حاصل عالي من الزراعة على مسافات ضيقة ، فان على المنتج استخدام جميع وسائل الرعاية التي تؤدي الى زيادة الحاصل (مثل استعمال اصناف متكيفة والتسميد ومكافحة الادغال والحشرات واجراء العمليات الزراعية بوقتها وتوزيع منتظم للنباتات في خطوط الزراعة وكثافة نباتية مثالية) . وعند التحويل الى مسافات الزراعة الضيقة يجب على المنتج اختيار الصنف الذي يجب زراعته ومعدل البذار (الكثافة النباتية) وكيفية التعامل مع احتمال مشاكل الاضطجاع . وتكاليف شراء الآت الزراعة على مسافات ضيقة (الزراعة والحصاد) . والتكاليف العالية المطلوبة للبذور والسماد وكيف يتم الحصول على مكافحة جيدة للادغال في موسم النمو .

ويحاول مختصي تربية النبات وفسلجة المحاصيل تشخيص التراكيب الوراثية المتكيفة الى الكثافات النباتية العالية ومسافات الزراعة الضيقة (Meck and Pearce 1975; Cooper 1980)

الخلاصة

ان حاصل المادة الجافة الكلي هو ناتج كفاءة الكساء الخضري للمحصول في اعتراض واستخدام الاشعة الشمسية المتوفرة خلال موسم النمو . وتعد الاوراق اعضاء النبات الرئيسية التي تقوم باعتراض الاشعة الشمسية . ولانتاج معدلات نمو محصول قصوى يجب تواجد اوراق كافية في الكساء لاعتراض اغلب الاشعة الشمسية الساقطة على كساء المحصول . وعندما يحدث هذا فان مستوى كفاءة تمثيل المحصول او CGR) تتحدد بكفاءة تمثيل الاوراق او NAR . وتتاثر كفاءة معدل صافي نواتج التمثيل (NAR بكمية الاشعة الشمسية وقدرة الاوراق على التمثيل الضوئي ودليل مساحة الاوراق وكيفية توزيع مستوى الاشعة الشمسية بين اسطح الاوراق وكمية تنفس النبات (شكل ٢ ــ ٢٤) .



شكل (٢ ــ ٢٤) . يبين هذا المخطط العوامل المختلفة المؤثرة على حاصل المادة الجافة الكلية . ويمثل حجم الصناديق تقدير للاهمية النسبية للعامل .

ان نباتات المحاصيل لاتحافظ على دليل مساحة ورقية حرجة طول الفترة الكلية لموسم النمو . وتبدأ النباتات الحولية مساحتها الورقية من البادرات والتي يكون فيها اعتراض الاشعة بكساء المحصول تقريباً صفر . الا ان دليل مساحة الاوراق يزداد بتقدم موسم النمو وبالتالي يعترض اغلب الاشعة الشمسية . وبعد حصول غطاء ارضي كامل يعتمد انتاج المادة الجافة الكلي على قدرة المحصول على المحافظة على كساء ورقي اخضر وفعال .

وتشمل الطرق المستخدمة للاستغلال الاقصى للاشعة الشمسية لانتاج اعلى حاصل على مايلي :

١ ـ الزراعة المبكرة لتكوين مساحة ورقية مبكرة . ويجب استنباط اصناف ذات مقاومة عالية للانجماد ودرجات الحرارة المنخفضة .
٢ ـ الزراعة بمعدل البذار الذي يعطي دليل مساحة ورقية مثالية عند تكوين اقصى مساحة ورقية .
٣ ـ الزراعة في الموعد الذي يعطي تغطية كاملة خلال الفترة التي تتواجد فيها اعلى مستويات من الاشعة الشمسية .
٤ ـ زراعة النباتات بشكل منتظم او قريب من المنتظم في الحقل لتقليل التنافس المبكر بين النباتات وزيادة معدل اعتراض الاشعة الشمسية .
٥ ـ استخدام الاسمدة لزيادة معدل النمو وكفاءة تمثيل اسطح الاوراق .
٦ ـ توسيع فترة اعتراض الاشعة القصوى بواسطة اسطح الأوراق الفعالة (او مدة بقاء دليل المساحة الورقية LAD

وهناك عوامل نباتية وبيئية تستطيع تحوير قدرة كساء المحصول على استخدام الاشعة الشمسية . وان اغلب مانعرفه حول هذه العوامل موضحاً في الفصول القادمة .

المصادر

References

Best, R. 1962. Neth. J. Agric. Sci. 10:347–53.
Brougham, R. W. 1956. Aust. J. Agric. Res. 7:377–87.
Cooper, R. 1980. In Solid Seeded Soybeans—Systems for Success, American Soybean Association.
de Wit, C. T. 1965. Versl. Landbouwkd. Onderz. Ned. 663.
Donald, C. M. 1963. Adv. Agron. 15:1–118.
Duncan, W. G. 1958. Agron. J. 50:82–84.
______. 1969. In Physiological Aspects of Crop Yield, ed. J. D. Eastin et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy.
______. 1971. Crop Sci. 11:482–85.
Duncan, W. G., R. S. Loomis, W. A. Williams, and R. A. Hanau. 1967. Hilgardia 38:181–205.
Evans, L. T., I. F. Wardlaw, and R. A. Fisher. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge University Press.
Holliday, R. 1960a. Field Crop Abstr. 13:159–67.
______. 1960b. Field Crop Abstr. 13:247–54.
Hozumi, K., H. Koyama, and T. Kira. 1955. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D 6:121–30.
Ivins, J. D. 1973. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. [B] 267:81–91.
Kasanga, H., and M. Monsi. 1954. Jpn. J. Bot. 14:304–24.
Kawashima, R. 1969. Proc. Crop Sci. Soc. Jpn. 38:718–42.
King, R. W., and L. T. Evans. 1967. Aust. J. Biol. Sci. 20:623–31.
Loomis, R. S., and W. A. Williams. 1963. Crop Sci. 3:67–72.
______. 1969. In Physiological Aspects of Crop Yield, ed. J. D. Eastin et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy.
Mock, J. J., and R. B. Pearce. 1975. Euphytica 24:613–23.
Monsi, M., and T. Saeki. 1953. Jpn. J. Bot. 14:22–52.
Pearce, R. B., R. H. Brown, and R. E. Blaser. 1965. Crop Sci. 5:553–56.
Pendleton, J. W., G. E. Smitn, S. R. Winter, and T. J. Johnson. 1968. Agron. J. 60:422–24.
Prine, G. M., and V. N. Schroder. 1964. Crop Sci. 4:361–62.
Ross, J. K. 1970. In Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, ed. I. Setlik. Wageningen, Netherlands: IBP/PP.
Shibles, R. M., and D. E. Green. 1979. Proc. Ninth Soybean Seed Res. Conf., Washington, D.C.: American Seed Trade Association.
Shibles, R. M., and C. R. Weber. 1965. Crop Sci. 5:575–77.
______. 1966. Crop Sci. 6:55–59.
Stern, W. R., and C. M. Donald. 1962. Aust. J. Agric. Res. 13:615–23.
Stickler, F. C., and S. Wearden. 1965. Agron. J. 57:564–67.
Taylor, H. M. 1980. Agron. J. 72:573–77.
Trenbath, B. R., and J. F. Angus. 1975. Field Crop Abst. 28:231–44.
Warren Wilson, J. 1959. In The Measurement of Grassland Productivity, ed. J. D. Ivins. London: Butterworth.

Watson, D. J. 1947. Ann. Bot. n.s. 11:41–76.
______. 1958. Ann. Bot. n.s. 22:37–55.
Weber, C. R. 1962. Iowa State Univ. Pam. 290.
Willey, R. W., and S. B. Heath. 1969. Adv. Agron. 21:281–322.
Wolf, D. D., and R. E. Blaser. 1971. Crop Sci. 11:55–58.



النقل والتوزيع (التقسيم)

Transport and Partitioning

لاجل استغلال الطاقة الشمسية بكفاءة ولخزن نواتج التمثيل (assimilate) يحتاج النبات الى نظام نقل فعال لنقل نواتج التمثيل الى مناطق استعمالها . وعند الانبات تنتقل المواد المخزونة في البذرة الى المرستيمات الجديدةالفعالة لتكوين الورقة والساق والجذر ، التي تصبح بعد مدة قصيرة بادرة ذاتية التغذية autotrophic . وتنقل نواتج التمثيل المنتجة في الانسجة الخضراء خلال النبات لاستعمالها في النمو والخزن والمحافظة على الخلايا ويسمى تقسيم نواتج التمثيل بين هذه العمليات بالتوزيع *partitioning* وهو يؤثر على انتاجية وبقاء النبات .

لقد تم شرح انتاج المادة الجافة في الفصل الاول والثاني . وفي هذا الفصل سوف نناقش كيف تنتقل نواتج التمثيل في النباتات وكيف تتوزع بين اعضاء النبات المختلفة . وعادة تحصد بعض اعضاء النبات وليس جميع اعضاء النبات ، واحيانا تحصد البذور فقط او الاوراق او السيقان او الازهار او الجذور . وحتى هذه المنتجات قد تستعمل للحصول على مركب كيمياوي معين (كالزيت او البروتين او النشاء من البذور ، او السكروز من السيقان او الجذور) . وبالنسبة لهذه المحاصيل فان الحاصل هو كمية الزيت او السكر او البذور او السيقان او الاوراق او الازهار او الجذور المنتجة بوحدة مساحة الارض . لذا فان توزيع نواتج التمثيل والعناصر غير العضوية يمكن ان يؤثر على كل من كفاءة انتاج المادة الجافة او جزء من المادة الجافة في عضو النبات المحصود .

النقل باللحاء Phloem Transport

في نمو وتكوين النبات تنتقل نواتج التمثيل من المصدر *source* (مكان دخولها النبات او تمثيلها) الى المصب *sink* (مكان استعمالها) . ويكون الانتقال بين اعضاء النبات الداخلية بصورة رئيسية خلال النظام الوعائي ، الخشب xylem واللحاء phloem . وتكون الحركة في انسجة الخشب اساساً باتجاه واحد من الجذور الى الاعلى *acropetal* خلال التدفق النتحي transpiration stream . بالمقارنة نجد ان المواد المنتقلة باللحاء تنتقل باتجاهين bidirectional movement ، ويكونالانتقال اما الى الاعلى او الاسفل *basipetal* . تنتقل نواتج التمثيل المنتجة بالاوراق الى المصبات بينما تنتقل المواد الممتصة بالجذور الى الاعلى ويوجد في كلا الخشب واللحاء اتصالات جانبية . الاشرطة السايتوبلازمية البلازمودزماتا *plasmodesmata* / التي تسمح ببعض الانتقال الجانبي .

ان اكثر المواد انتقالاً بعد الماء هو نواتج التمثيل الضوئي او نواتج التمثيل المخزونة المعاد انتقالها . ويستدل على ذلك من حقيقة وجود ٩٠ ٪ من مجموع المواد الصلبة في اللحاء بشكل كاربوهيدرات . اغلبها سكريات غير مختزلة *nonreducing* (سكريات لاتحوي على مجموعة الديهايد aldehyde او كيتون ketone . مثل السكروز والرافينوز raffinose) والتي توجد في نسغ اللحاء بتراكيز عالية ١٠ ـ ٢٥ ٪ ويعد السكروز السكر السائد الذي ينتقل باوعية لحاء اغلب انواع المحاصيل ، وهو الوحيد في بعضها . ويحوي نسغ اللحاء ايضا على مركبات نايتروجينية وخاصة . الاحماض الامينية والامايدات amides واليورايدات urides بتراكيز ٠.٠٣ ـ ٠.٤ ٪ . وتنتقل باللحاء ايضا بعض المركبات الاخرى بتراكيز قليلة جدا وتشمل على عدد من منتظمات النمو . والنيوكليتيدات وبعض العناصر غير العضوية ومبيدات الحشرات الجهازية وعادة لاتنتقل الكثير من المركبات في الحاء مثل السكريات المختزلة ومبيدات الادغال الملامسة والبروتينات واغلب السكريات العديدة والكالسيوم والحديد واغلب العناصر النادرة .

تعد نظرية سريان الكتلة mass flow التي اقترحها منخ Munch سنة ١٩٣٠ اكثر شيوعاً من غيرها لتوضيح ألية النقل . وهي توضح نقل نواتج التمثيل في سريان الكتلة على طول منحدر تدرج الضغط الهيدروستاتي hydrostatic pressure gra dient . ان فعالية (ايض) التحميل loading والتفريغ unloading لنواتج التمثيل في

مناطق المصدر والمصب على التوالي هي المسؤولة عن الاختلافات في الجهد الازموزي osmotic potential في الانابيب الغربالية sieve tubes في هذه المناطق (Giaquinta 1980). ويزداد تركيز السكر في اللحاء عند المصب حيث تنتج السكريات وهذا يؤدي الى انتقال الماء الى الانابيب الغربالية من الانسجة المحيطة.

وهذا بالتالي يؤدي الى زيادة الضغط الـ hydrostatic مسببا سريان الماء ونواتج التمثيل الى المناطق الاقل ضغطاً. ويقل تركيز السكر عند المصب او المستودع بسبب استعماله. وهذا يؤدي الى انتقال السكريات من الانابيب الغربالية التي تزيد من جهد الماء وينتقل الماء الى المصب من الانابيب الغربالية مما يؤدي الى تقليل الضغط الهيدروستاتي من المصدر الى المصب.

ويمكن الرجوع الى Milburn (1975) الذي عرض شرحاً تفصيلياً لنظرية سريان الكتلة.

معدلات الانتقال TRANSLOCATION RATES

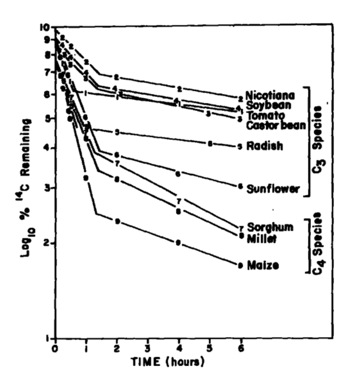
يتاثر المعدل الذي ينتقل به المركب الى اللحاء بمعدل قبوله بالمصب (تفريغ الحاء). كما يؤثر طبيعة المركب الكيمياوي على انتقاله في انسجة اللحاء. والمعدل الذي ينتقل به المركب من المصدر الى عناصر الانبوب الغربالي sieve tube elements (تحميل اللحاء). وتوجد طريقة واحدة لقياس معدل انتقال نواتج التمثيل وذلك بالسماح للاوراق بتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون المشع $^{14}CO_2$ ثم قياس معدل حركة الكاربون المشع ^{14}C من الورقة.

وقد تم قياس سرعة جزئيات الكاربون المشعة الامامية(الاولية) بمعدل اكثر من ٥٠٠ سم / ساعة. الا انه عند قياس نواتج التمثيل الكلية فتراوح معدل السرعة من ٣٠ ـ ١٥٠ سم / ساعة (Salisbury and Ross 1978) وبالنسبة للحاصل تعد السرعة اقل اهمية من تدفق الكتلة النوعي *transfer* (SMT) *sp'cific mass* (Canny 1973) وهو عبارة عن وزن نواتج التمثيل المنتقلة بوحدة المقطع العرضي للحاء بوحدة الوقت. لقد تم قياس تدفق الكتلة النوعي لعدد من الانواع وكانت النتائج متشابهة بشكل مدهش وتراوح من ٣ ـ ٥ غم / سم٢ / ساعة **(Canny 1960)** وتوضح هذه البيانات بان المقطع العرضي لمنطقة اللحاء قد يحد من معدل الانتقال.

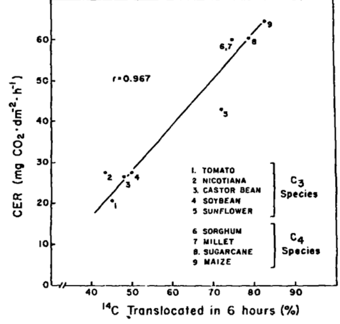
ويبدو ان حجم اللحاء يتكون نسبة الى حجم المصدر او المصب الذي يخدمه على سبيل المثال. ان المقطع العرضي لمنطقة اللحاء في حامل النورة الزهرية peduncle لاصناف الحنطة الحديثة اكبر مما هو في السلف (الاجداد) ancestors ويرتبط بمعدلات انتقال عالية (Evans et al. 1970) وحقيقة ان المقطع العرضي الكبير يتناسب مع الاوراق الكبيرة وليس الاوراق الصغيرة (Segovia and Brown 1978) هي صفة تتخصص بها اوراق النوع الواحد. وعادة يكون هذا صحيح بين اوراق الانواع المختلفة.

وبالرغم من ان المقطع العرضي لمنطقة اللحاء متشابهة تقريبا بين النباتات المختلفة الا انه يبدو وجود انسجة لحاء اكثر مما يحتاجه النبات للقيام بالنقل بصورة كافية. وفي التجارب التي تم فيها تقليل المقطع العرضي للحاء في حامل النورة الزهرية وذلك بعمل شق او جرح لم يتاثر معدل نمو الحبوب في الحنطة او في الذرة البيضاء. اضافة الى ان تقليل المقطع العرضي لمنطقة اللحاء في جذور الحنطة قد ادى الى زيادة تدفق الكتلة النوعي (على اساس المقطع العرضي لمنطقة اللحاء) اكثر من عشر مرات. وعند الاخذ بنظر الاعتبار هذه النتائج يبدو من غير المعقول بان حجم انسجة اللحاء تحدد التدفق او الانتقال من المصدر الى المصب في اغلب المحاصيل.

ويوجد اختلاف في معدلات الانتقال بين الانواع المختلفة. وخاصة بين انواع ثلاثية الكاربون C_3 ورباعية الكاربون C_4.
ان اوراق انواع رباعية الكاربون ذات معدلات اعلى لتبادل ثاني اوكسيد الكاربون. وتكون فيها نسبة المقطع العرضي لمنطقة اللحاء الى مساحة الورقة اكبر. ومعدل الانتقال اعلى مما في اوراق ثلاثية الكاربون (Gallaher et al. 1975). كما ان اوراق انواع رباعية الكاربون تصدر نسبة اعلى من نواتج التمثيل خلال ساعات قليلة مما هو الحال في اوراق ثلاثية الكاربون (شكل ٣ ـ ١). ان فترة تصدير نواتج التمثيل المتطورة في نباتات رباعية الكاربون قد تعود الى خواصها التشريحية حيث تحوي خلايا غلاف الحزمة على البلاستيدات (تشريح الضفيرة) او بسبب المساحة الكبيرة للمقطع العرضي للحاء (Hofstra and Nelson 1969; و Moss and Rasmussen 1969) . هذا. وهناك دلائل تشير الى ان تحسين تصدير نواتج التمثيل في نباتات رباعية الكاربون قد يكون مرتبطاً بمعدلات تبادل ثاني اوكسيد الكاربون العالية بدلا من تشريح الورقة (شكل ٣ ـ ٢).



شكل (٣ ـ ١) يبين لوغارتم ثاني اوكسيد الكاربون المشع ^{14}C المتبقي في منطقة المعاملة (منطقة التغذية) بأوقات مختلفة بعد تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون المشع من قبل الورقة
(Hofstra and Nelson 1969



شكل (٣ ـ ٢) الارتباط بين المعدلات القصوى للتمثيل ونسبة الكاربون المشع المتمثل التي تنتقل بسرعة من الاوراق لانواع مختلفة (Hofstra and Nelson 1969

تحميل اللحاء (نقل نواتج التمثيل الضوئي من خلايا النسيج الوسطي للورقة الى عناصر الانبوب الغربالي في اللحاء) . وتفريغ اللحاء (نقل نواتج التمثيل الضوئي عناصر الانبوب الغربالي في اللحاء الى خلايا المصب وقد يكون ذو معدل محدود ويؤثر على الانتقال . وخلال تحميل اللحاء تكون عادة خلايا النسيج الوسطي ذات جهد اوزموزي اقل osmotic potential (جهد ماء عالي) مما في عناصر الانبوب الغربالي . لذا فان تحميل اللحاء يتطلب طاقة لنقل السكريات الى منطقة ذات تركيز أعلى . ويولد تحميل اللحاء زيادة الجهد الاوزموزي في عناصر الانبوب الغربالي مجهزأ القوة المحركة لسريان كتلة نواتج التمثيل . وتشمل على انتقال السكريات من خلال كتلة المادة الحية symplast (خلايا النسيج الوسطي) الى كتلة المادة الميتة apoplast (خلايا الجدران) ومن ثم الى كتلة المادة الحية (خلايا اللحاء) . وقد تساعد الخلايا المرافقة companion cells المجاورة عملية انتقال السكريات الى عناصر الانبوب الغربالي .(Giaquinta 1980)
وقد يكون سبب المعدل العالي للانتقال في انواع رباعية الكاربون وجود خلايا غلاف الحزمة الوعائية التي تحيط اوعية النقل في الورقة وتحوي على البلاستيدات (انظر شكل ١ ــ ٧) . وفي ظروف وجود الاشعة الضوئية تساعد البلاستيدات الخضراء في توفير طاقة التمثيل الضوئي ATP المطلوبة في تحميل اللحاء . وقد اقترح ايضأ بان وجود مستويات عالية من السكروز في الاوراق ربما يكون جهدأ ازموزي في خلايا غلاف الحزمة اعلى من خلايا الانبوب الغربالي المجاورة يساعد على تحميل اللحاء من خلايا منحدر تدرج التركيز .(Troughton and Currie 1977)

وعند النهاية الاخرى لعملية الانتقال قد يؤثر تفريغ اللحاء ايضا على المعدل الذي يستلم به المصب نواتج التمثيل . ان الدراسات حول التفريغ نادرة وصعبة الشرح (Giaquinta 1980) . وقد اوضحت بعض الدراسات بأن عملية التفريغ مشابهة الى عملية التحميل في ان السكريات تنتقل من خلال كتلة المادة الحية في اللحاء الى كتلة المادة الميتة ومن ثم تنتقل الى كتلة المادة الحية لخلايا المصب ومع ذلك . هناك دلائل بان التفريغ قد يحدث بالنقل المباشر خلال الكتلة الحية من خلايا اللحاء الى خلايا المصب (McNeil 1976) .

اما الدلائل الحديثة فتشير الى ان التفريغ يحدث باليات مختلفة وبانسجة مختلفة وقد يختلف مع الحالة التكوينية او التطويرية للمصب (Giaquinta 1980) .

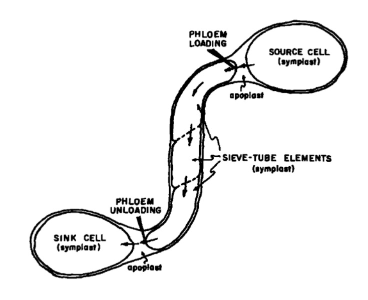
توزيع نواتج التمثيل ASSIMILATE PARTITIONING

تتوزع عادة نواتج التمثيل الى المصبات القريبة من المصدر . على سبيل المثال تصدر الاوراق العليا بصورة رئيسية الى قمم السيقان . والاوراق السفلى الى الجذور والاوراق الوسطية الى كلاهما (Wardlaw 1968) . وحيث ان اتصال الانابيب الغربالية للحاء يكون على جهة واحدة من الساق لذا فان الاوراق التي تكون على تلك الجهة اكثر كفاءة في تصدير نواتج التمثيل الى المصبات الموجودة على نفس الجهة . ولقد تم ملاحظة هذا في محاصيل عديدة (Wardlaw 1969) . على سبيل المثال ، تستورد اوراق فول الصويا العلوية التي تكون في حالة توسع اكثر نواتج التمثيل التي تحتاجها من الورقة الثانية الواقعة اسفلها وعلى نفس الجهة على الساق بدلاً من اقرب ورقة التي تكون على الجهة الاخرى من الساق (Thrower 1962) . يحدث عبور الاتصال بين عناصر الانبوب الغربالي في اغلب الانواع ، وان بعضها اكثر كفاءة من الاخرى . وتحوي نباتات الحشائش على ارتباط عبور كثيرة عند العقد والذي اساساً يزيل تفضيل طرق نواتج التمثيل من اية ورقة الى اي مصب معين .

العلاقة بين المصدر والمصب والتوزيع
Sink-Source Relationships and Partitioning

يعتقد في الوقت الحاضر بان انتقال نواتج التمثيل من المصدر الى المصب تحدث كما يلي (شكل ٣ ـ ٣) . تنتج خلايا المصدر السكريات بالتمثيل الضوئي والتي بدورها تنتقل الى الانابيب الغربالية خلال كتلة المادة الحية symplast
ويؤدي تحميل الحاء الى زيادة تركيز السكر في الانابيب الغربالية اكثر مما في كتلة المادة الميتة (apoplast) .
وعند المصب تمتص الكاربوهيدرات او انها تتوزع بفعالية الى مكونات الخلية (مثل النشاء) أو أنها تتغير الى كاربوهيدرات اخرى التي لها تاثير قليل على الضغط الهيدرستاتي hydrostatic في اللحاء .
ويؤدي تفريغ اللحاء الى خفض تركيز السكريات في الانابيب الغربالية . يولد انتاج وتراكم السكريات عند المصدر وازالتها انحدار تدرج ضغط هايدروستاتي

والذي يحرك الماء والسكريات من hydrostatic pressure **gradient**
المصادر الى المصبات .



شكل (٣ ـ ٣) مخطط يوضح انتقال نواتج التمثيل من المصدر الى المصب

اين تتواجد معوقات حركة نواتج التمثيل من المصادر الى المصبات ؟
نسبة الى نظرية الكتلة . ان اي شيء يزيد من التمثيل الضوئي سوف يزيد من الضغط الهيدروستاتي **hydrostatic** ومعدل الانتقال . ومع ذلك ان هذا يكون صحيحا فقط عندما تكون المصاب قادرة على استعمال نواتج تمثيل اكثر . اما اذا كانت المصبات غير قادرة على استغلال الزيادة في نواتج التمثيل فيحصل تراكم للسكريات في انظمة النقل مسبباً تثبيط تغذية عكسية مؤديا الى تقليل التمثيل الضوئي **(Mondal et al. 1978).** ومن المحتمل بان هذا سوف يؤدي الى خفض معدل التمثيل الضوئي الى المعدل الذي تستلم به المصبات نواتج التمثيل . وحتى يكون التمثيل الضوئي في الورقة بمعدلات اقصى قدره لها يجب ان تكون المصبات قادرة على استغلال جميع نواتج التمثيل المنتجة . وتحت هذه الظروف تسيطر قوة المصب على توزيع التمثيل . وهي توفر المصب والمعدل الذي يستطيع به هذا المصب المتوفر استغلال نواتج التمثيل **(Gifford and Evans 1981).**

ان العوامل التي تنظم قوة المصب تنظم ايضاً التوزيع في نباتات المحاصيل . ان لتاثير الهورمونات على النشاط الانزيمي ومرونه خلايا المصب تاثيراً كبيراً على التوزيع . وقد ادى اضافة حامض اندول خليك (IAA) والسايتوكينينات والاثيلين وحامض الجبريليك الى اسطح سيقان مقطوعة الى تراكم نواتج التمثيل في منطقة الاضافة (Gifford and Evans 1981)
ان العامل الرئيسي الذي ينظم توزيع السكروز بين مصبات الجذور والسيقان في بادرات الفاصوليا قد اعزي الى تراكيز الاوكسجين والسايتوكاينين (منظمات نمو النبات . انظر الفصل السابع). في مصبات مختلفة (Gersani et al. 1980) ان لتأثير الهورمونات على نشوء وتكوين واجهاض abortion الازهار والبذور تاثيراً كبيراً على العلاقة بين المصدر والمصب في المحاصيل .

وبالرغم من ان هناك بعض الدلائل بان للهورمونات تاثير مباشر علىمعدلات الانتقال فقد اوضحت اغلب الدراسات ان تاثيرها غير مباشرمن خلال تاثيرها على طلب المصب .(Gifford and Evans 1981) .

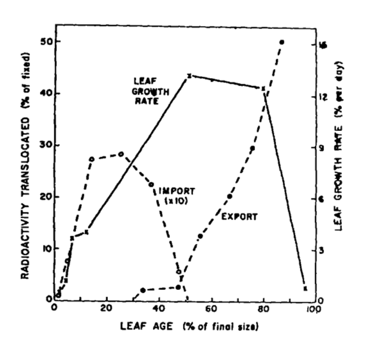
توزيع نواتج التمثيل خلال مرحلة النمو الخضري

تعد الاوراق والانسجة الخضراء الاخرى المصادر الاساسية لنواتج التمثيل ويبقى قسما منها في الانسجة الخضراء للمحافظة على ادامة الخلايا . وعندما يكون الانتقال بطيئا فقد تتحول الى نشاء او بعض المركبات الخزنية الاخرى . اما الجزء المتبقي من نواتج التمثيل فانه يصدر (ينتقل) الى المصبات الخضرية . الذي يقوم بوظائف النمو والادامة والخزن .

تعد الجذور والاوراق والسيقان مصبات منافسة لنواتج التمثيل اثناء مرحلة النمو الخضري . وان نسب نواتج التمثيل المتوزعة الى هذه الاعضاءالثلاثة يمكنها التاثير على نمو وانتاجية النبات .
وتؤدي مساهمة نواتج التمثيل في تكوين مساحة ورقية كبيرة تقوم باعتراض اكثر لاشعة الشمس . الا ان الاوراق تحتاج ايضا الى الماء والعناصر الغذائية لذا فمن الضروري نقل نواتج التمثيل الى الجذور .
ان بعض نباتات المحاصيل كمعظم الحشائش لاتملك نمو خلال تكوين النمو الخضري وبذا فهي تشجع التوزيع الى الاوراق والجذور .

تكون بعض المرستيمات في مواقع مفضلة لأعتراض نوّاتج التمثيل، على سبيل المثال من المرستيمات السطحية او الخارجية في الجذور والسيقان (Evans and Wardlaw 1976).

تحتاج الاوراق حديثة التكوين استيراد نواتج تمثيل لتوفير الطاقة وهياكل الكاربون للنمو والتكوين لحين انتاج كمية كافية من نواتج التمثيل بحيث تصبح قادرة على سد احتياجاتها . لقد بين كل من .Thrower (1962) و Webb and Gorham (1964)، بان اوراق فول الصويا والكوسه قادرة على سد احتياجاتها عندما تصل الى ٥٠ ٪ من مساحتها النهائية (شكل ٣ ـ ٤) . وبعد وصول الاوراق حجمها النهائي وتوفر ظروف بيئية جيدة للتمثيل الضوئي . فانها تصدر ٦٠ ـ ٨٠ ٪ من نواتج تمثيلها الى مناطق اخرى في النبات (Hofstra and Nelson 1969) • وعند تقدم الورقة بالعمر ووصولها مرحلة الشيخوخة senescence فانها لاتقدر



شكل (٣ ـ ٤) يمثل تصدير واستيراد نواتج التمثيل الضوئي لورقة فول الصويا وتاثير ذلك بالعمر (Thrower 1962)

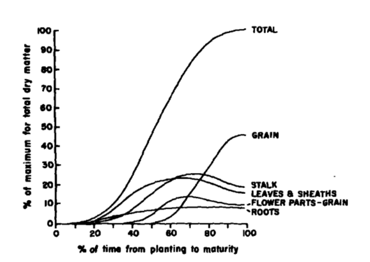
على سد متطلباتها من الطاقة بسبب العمر او التظليل او كلاهما . وفي هذه الظروف فان الورقة لاتصدر ولاتستورد نواتج تمثيل وبدلاً من ذلك فان متطلبات ادامة الخلايا (التنفس) تنخفض بدرجة كبيرة . والذي يسمح ببقاء الورقة فقط . وقبل موت الاوراق تنتقل الكثير من المركبات العضوية وغير العضوية الى اجزاء النبات الاخرى .

يتطلب نمو التفرعات والاشطاء المبكر استيراد نواتج تمثيل من الساق الرئيسي او الافرع الاخرى الى ان تصبح ذاتية التغذية . ويحصل هذا في الشوفان عادة بين مرحلة ورقتين الى اربعة اوراق (Labanauskas and Dungan 1956). وسواء ان تصبح الافراع او الاشطاء معتمدة على تغذية نفسها وتستقل عن بقية النبات فان هذا يختلف بين الانواع . وفي حشيش التيموثي timothy, تسلك الاشطاء كوحدات منفصلة عندما تصبح ذاتية التغذية autotrophic (St. Pierre and Wright 1972) ويحدث تداخل قليل بين اشطاء التيموثي حتى تحت ظروف الشد stress . وتمد الجذور الاشطاء المتصلة بها فقط .

وتحت ظروف الشد تبداء الاشطاء ذاتية التغذية لبعض الانواع مثل حشيش الشيلم (Marshall and Sagar 1968) والشوفان (Labanauskas and Dungan 1956), باستيراد نواتج التمثيل من الساق الرئيس مرة اخرى . ويعتمد تأثير توزيع نواتج التمثيل بين الاشطاء على الحاصل الكلي على مقدار مساهمة المساحة الورقية الاضافية للاشطاء الى الوزن الجاف الكلي للنبات وعلى مقدار مساهمة الاشطاء الى الحاصل المحصود . على سبيل المثال ان اشطاء الذرة الصفراء لا تنتج عادة حبوب .

توزيع نواتج التمثيل خلال مرحلة النمو التكاثري

فيً اغلب الاحيان يكون النمو التكاثري هو الجزء الاساسي للحاصل المحصود من النبات . وقد انتخبت المحاصيل التي تكون فيها الازهار والثمار والبذور (ومنتجاتها) الحاصل الاقتصادي خلال فترة زمنية لتوزيع مادتها الجافة الى التكاثرية . وفي مثل هذه النباتات يتطلب مساحة كبيرة للقيام بالتمثيل الضوئي وتركيب اسناد قبل تكوين الثمار . وبعد التزهير تصبح الاجزاء التكاثرية مصب قوى جداً والذي يحد من توزيع نواتج التمثيل لنمو اوراق وسيقان وجذور اخرى . وفي الانواع التي يكون فيها النمو محدود determinate يتوقف نمو الاوراق والساق عند التزهير (شكل ٣ ــ ٥) . بينما في الانواع التي يكون فيها النمو غير محدود indeterminate قد يحصل نمو الاجزاء الخضرية والتكاثرية بنفس



شكل (٣ ـ ٥) تراكم المادة الجافة في محصول حبوبي محدد النمو واجزاء مكوناتها

الوقت . لذا فان الانواع التي يكون فيها النمو غير محدود تختلف في القوة النسبية لمصباتها الخضرية والتكاثرية . فاذا كان هناك نمو خضري كبير خلال مرحلة تكوين الاجزاء التكاثرية فان الحاصل التكاثري ينخفض .

ويكون النمو المبكر خضري في محاصيل الحبوب محدودة النمو مما يسمح للنبات باعتراض طاقة ضوء اكثر للتمثيل الضوئي عندما يزداد حجمه ويسمح بامتصاص كمية من الماء والعناصر كافية لاسناد نمو الورقة . وينتهي تكون عدد الاوراق بالنبات عند نشوء النورة الزهرية ويتاثر بدرجة الحرارة والفترة الضوئية (انظر الفصل الثاني عشر) .

وبعد فترة قصيرة من نشوء البذور . تصبح هي المصب الدائم في النباتات الحولية . لذا فان الجزء الاكبر من نواتج التمثيل سواء كان حديث الانتاج او مخزون يستعمل في زيادة وزن البذور اثناء مرحلة امتلائها .

دليل الحصاد HARVEST INDEX

لقد استعمل مصطلحات لتوضيح توزيع المادة الجافة بالنبات هما الحاصل البايولوجي *biological yield* والحاصل الاقتصادي *economic yield.* وقد اقترح تعبير الحاصل البايولوجي من قبل Nichiporovich سنة ١٩٦٠ ليمثل تراكم المادة الجافة الكلية لنظام النبات . استعمل الحاصل الاقتصادي والحاصل الزراعي

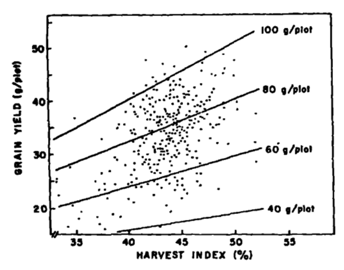
للاشارة الى حجم او وزن اجزاء النبات المكونة للناتج الاقتصادي او القيمة الزراعية ويسمى جزء الحاصل البايولوجي الممثل للحاصل الاقتصادي بدليل الحصاد

harvest index. أو معامل الكفاءة coefficient of effectiveness او معامل الهجرة migration coefficient وتصف جميع هذه المصطلحات حركة او انتقال المادة الجافة الى الجزء المحصود من النبات . ويعد دليل الحصاد اكثر التعابير استعمالاً ويعبر عنه كما يلي :

$$\text{دليل الحصاد} = \frac{\text{الحاصل الاقتصادي}}{\text{الحاصل البايولوجي}} \times ١٠٠$$

(ويجب ان نتذكر بان الحاصل البايولوجي الكلي لا يشمل عادة على وزن الجذور بسبب صعوبة الحصول على قيمتها) .

ويمكن زيادة غلة المحصول اما بزيادة انتاج المادة الجافة الكلية في الحقل او بزيادة نسبة الحاصل الاقتصادي (دليل الحصاد) او كلاهما وتوجد قدرة لزيادة الحاصل بكلا الطريقتين . وفي الشوفان **(Takeda and Frey 1976)** اظهر مجتمع وراثي كبير تغاير في كلا الحاصل البايولوجي ودليل الحصاد (شكل ٣ ـ ٦) . حيث أعطت سلالات الشوفان ذات الحاصل البايولوجي العالي ودليل الحصاد

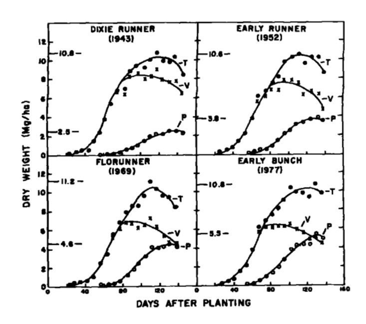


شكل (٣ ـ ٦) حاصل الحبوب لمجتمع وراثي للشوفان وعلاقته بوزن النبات الجاف الكلي (الحاصل البيولوجي) ان جميع النباتات نمت في نفس البيئة . وهذا يشير الى التباين في قدرة نباتات الشوفان على توزيع نواتج تمثيلها الى حبوب (Takeda and Frey, 1976)

الذي يتراوح بين ٤٠ ـ ٥٠ ٪ اعلى حاصل بذور وبين Crosbie and Mock (1981) بان الزيادة في كل من الحاصل البايولوجي ودليل الحصاد كانت المسؤولة عن زيادة حاصل حبوب ثلاث مجتمعات ذرة صفراء .

وتعود الزيادة في حاصل البذور في بعض محاصيل الحبوب اساساً الى الزيادة في دليل الحصاد . وبعبارة اخرى ، ان النباتات لا تنتج مادة جافة كلية اكثر الا انها توزع اكثر مادتها الجافة الى حاصل البذور . وذكر Donald and Hamblin (1976) ان زيادة حاصل البذور في محاصيل الحبوب الصغيرة يعود اساساً الى زيادة دليل الحصاد .

اوضحت الدراسات التي اجريت على فستق الحقل نفس الظاهرة (Duncan et al. 1978) (شكل ٣ ـ ٧) . وقد طور في سنة ١٩٤٣ الصنفان 'Dixie و Runner وهي ذات دليل حصاد يساوي ٢٣ وحاصل بايولوجي مقداره ١٠.٨ طن / هكتار . وفي سنة ١٩٥٢ اظهر الصنف 'Early Runner' زيادة في حاصل البذور مقدارها ٥٠ ٪ اكثر من ا لصنف 'Dixie Runner, ويعود ذلك اساسا الى زيادة دليل



شكل (٣ ـ ٧) يبين الحاصل الاقتصادي (*P*) ، ووزن الجزء العلوي للنبات (*V*) ، والوزن الجاف الكلي أو الحاصل البيولوجي (*T*) لاصناف فستق الحقل 'Dixie Runner,' و 'Early Runner,' و 'Florunner,' و 'Early Bunch'

لاحظ ان الحاصل البيولوجي بقي ثابت تقريباً بينما ازداد الحاصل الاقتصادي من ٢.٥ Mg/هكتار الى ٥.٥ Mg هكتار كلما تحسنت الاصناف

(Duncan et al. 1978)

الحصاد المساوي الى ٣٦ . وفي سنة ١٩٦٩ اعطى الصنف 'Florunner' زيادة مقدارها ٣٠ ٪ في حاصل البذور على الصنف 'Early Runner,' بسبب زيادة دليل الحصاد الى ٤١ . وفي سنة ١٩٧٧ اظهر الصنف 'Early Bunch' زيادة مقدارها ١٠ ٪ في حاصل البذور على الصنف 'Florunner,' بسبب دليل الحصاد المساوي الى ما يقارب ٥١ . في حين نرى ان حاصل المادة الجافة الكلية للاصناف الثلاثة اساساً متساوي . والسؤال المطروح الان على مربي النبات هو هل انهم يجب ان ينتجوا نباتات ذات دليل حصاد اكثر حتى من ٥١ اذا كان ذلك ممكننا . او بدلاً من ذلك تربية نباتات تعطي حاصل مادة جافة اكثر وبنفس الوقت تكون ذات دليل حصاد يساوي ٥١ . ومن الواضح جداً ان هناك حدود لا يمكن بعدها زيادة حاصل المادة الجافة الكلية التي بامكانها ان تتحول الى بذور بكفاءة .

مكونات الحاصل YIELD COMPONENTS

حاصل الحبوب عبارة عن ناتج لعدد من الاجزاء تسمى مكونات الحاصل ويمكن التعبير عنها كما يلي :

$$Y = N_r N_g W_g$$

حيث ان Y = حاصل الحبوب .

N_r = عدد الوحدات الانتاجية (مثل السنابل العرانيص أو الرووس)

N_g = عدد الحبوب بالوحدة الانتاجية .

W_g = معدل وزن الحبة .

تتأثر مكونات الحاصل بخدمة المحصول والتركيب الوراثي والبيئة والتي غالباً ما تساعد في تفسير لماذا يحدث انخفاض في الحاصل (جدول ٣ ــ ١) .

وقد يوثر التركيب الوراثي على القدرة على البزوغ وتكوين الاشطاء وعدد الازهار . وعدد الازهار التي تطور الى بذور . وكمية نواتج التمثيل وتوزيعها . وتؤثر العوامل البيئية على قابلية النبات على اظهار قدراته الوراثية . وتشمل عوامل رعاية المحصول على هذه البذور المزروعة وقابلية المنتج على توفير ظروف نمو بيئية ملائمة لانتاج اقصى حد من الحاصل. واذا كانت العوامل البيئة التي تشمل على الماء والعناصر الغذائية ودرجة الحرارة والضوء بمستويات غير مثالية فانها سوف تقلل احد مكونات الحاصل أو اكثر . وتوضح الاشكال في الفصل الرابع ((٤ ــ ١٧) . (٤ ــ ١٨) . (٤ ــ ١٩)) تأثير شد الماء على الحاصل ومكوناته .

جدول (٢ ـ ١) مكونات حاصل الحبوب ، العوامل المؤثرة عليها ، ومراحل التكوين التي تتأثر بها

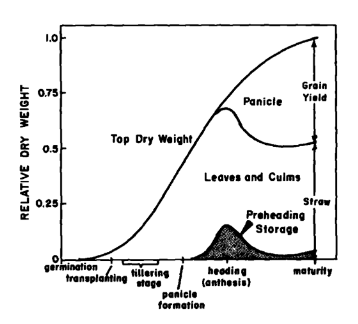
الرمز	مكون الحاصل	العوامل الرئيسية المؤثرة على مكونات الحاصل	مرحلة التكوين ومقدار التأثر			مرحلة وامتلاء الحبوب	
			مرحلة النمو الخضري المبكرة	نشوء التزهير	التلقيح	المبكرة	المتأخر
N_r	الوحدات الانتاجية مساحة الارض	عدد النباتات / مساحة الارض معدل البذور البزوغ الاشطاء	كبير	صغير	.....	.....	.....
N_s	الحبوب / وحدة الانتاجية	عدد الازهار المتكونة عدد الازهار الملقحة عدد الازهار الملقحة الممتلئة	كبير	كبير	كبير	صغير	.....
W_s	الوزن / حبة	جاهزية نواتج التمثيل	*	*	*	كبير	كبير

ملاحظة ، كبير يشير الى ان مرحلة التكوين تتأثر بعوامل الادارة والبيئة والتركيب الوراثي التي لها تأثير رئيسي على مكونات الحاصل . صغير يشير الى تأثير قليل على مرحلة التكوين . (....) يشير الى ان التأثير قليل جداً او معدوم . (*) يشير الى وجود تداخل بين مكونات الحاصل . اذا كان وجود عدد كبير من الوحدات الانتاجية وكذلك عدد كبير من الحبوب بالوحدة الانتاجية فان الحبوب سوف تكون ذات وزن قليل حتى عند توفر ظروف بيئية مثالية اثناء الامتلاء لان نواتج التمثيل سوف تنقسم بين عدد كبير من الحبوب . وفي حالة تقليل عدد الحبوب بالوحدة الانتاجية بسبب الظروف البيئية فهذا سوف يعطي حبوب ثقيلة بسبب ان نواتج التمثيل سوف تتوزع بين عدد قليل من الحبوب .

اعادة انتقال المركبات REMOBILIZATION

تنتقل نواتج التمثيل بعد انتاجها مباشرة الى مناطق عديدة في النبات . ويمكن ان تتحول الى مركبات عديدة . بعضها مركبات تركيبية مثل السيليوز والهيميسيليلوز التي تعطي التركيب الفيزياوي للنبات وتبقى عادة في اماكن تمثيلها . ولا تمتلك خلايا النبات أنظمة انزيمية يمكنها تحليل المركبات التركيبية الا ان العديد من مركبات الخزن هذه يمكن اعادة تغيرها الى اشكال تستطيع الانتقال الى مناطق أخرى في النبات . وتعد هذه المركبات الخزينة مهمة في استمرار المحافظة على النمو والتطور بالرغم من التغيرات الحاصلة في التمثيل الضوئي. وتشمل المركبات المخزونة بالدرجة الرئيسية على الكاربوهيدرات وقد تشمل احياناً على كمية مهمة من اللبيدات والبروتينات وتسمى حركة المركبات من مناطق خزنها الى مناطق استعمالها اعادة الانتقال *remobilization* . وتنتج نواتج تمثيل اكثر مما يستعمل في النمو والتكوين في بعض مراحل تطوير ونمو النبات وتتحول هذه الزيادة الى مركبات خزن . وعند المراحل الاخيرة من النمو مثل تكوين الثمار عندما يكون التمثيل الضوئي غير قادر على سد متطلبات مصبات النبات من نواتج التمثيل فتعاد حركة انتقال المركبات المخزونة الى مناطق فعالة مثل تكوين البذور . وتحدث اعادة انتقال المواد المخزونة للمركبات العضوية وغير العضوية . وخلال شيخوخة الاوراق يعاد انتقال الكاربوهيدرات والمركبات النتروجينية والفسفور والكبريت والعناصر الاخرى ذات القدرة على الانتقال الى مصبات النبات الحديثة .

ويوضح شكل (٣ ـ ٨) اعادة انتقال المركبات في نبات الرز . وتكون نواتج التمثيل المنتجة بعملية التمثيل الضوئي اثناء مرحلة تكوين السنابل والتزهير اكثر من حاجة هاتين العمليتين . لذا فان نواتج التمثيل الزائدة تنتقل الى الساق وتخزن بصورة رئيسية على هيئة نشاء وعند وصول النبات مرحلة امتلاء الحبوب يتحول النشاء الى سكريات تنتقل لملىء الحبوب .



شكل (٢ـ ٨) يوضح التغير في كمية الكاربوهيدرات المخزونة موقتاً (قبل مرحلة ظهور النورة الزهرية) والوزن الجاف لاجزاء النبات المختلفة حسب مراحل نمو الرز (Murata and Matsushima 1975

توزيع نواتج التمثيل خلال مرحلة امتلاء الحبوب

تأتي نواتج التمثيل الضوئي المتراكمة في الحبوب من ثلاثة مصادر هي : التمثيل الضوئي الحديث للاوراق والتمثيل الضوئي الحديث للاجزاء غير الورقية واعادة انتقال نواتج التمثيل المخزونة في اجزاء اخرى من النبات . ويؤثر النوع والبيئية على مدى مساهمة كل من هذه العوامل في الحاصل النهائي للحبوب .

لقد تم دراسة توزيع التمثيل بصورة مستفيضة في محاصيل الحبوب الصغيرة واظهرت الدراسات التي اجريت على الحنطة والشعير بان التمثيل الضوئي لورقة العلم flag leaf والساق والسنبلة وهي المصادر القريبة من الحبوب وهي المساهم الرئيسي لحاصل الحبوب . تجهز الاوراق السفلى حاجة الجزء السفلي من الساق والجذور (Lupton 1966; Wardlaw 1968). تؤثر قوة البذور كمصب وجاهزية وقوة المصدر النسبية على توزيع نواتج التمثيل وعندما تزال الاوراق العلوية من النبات فان الاوراق السفلية تقوم بتجهيز الحبوب بنواتج التمثيل . وعندما تزال الاوراق

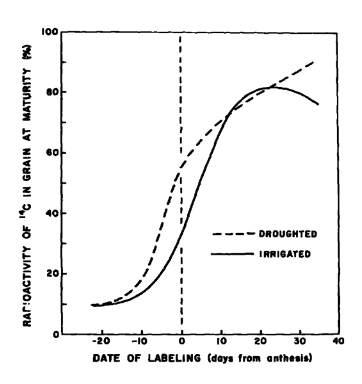
السفلية فان ورقة العلم سوف تجهز الجذور بنواتج التمثيل (Marshall and Wardlaw 1973) من المفيد معرفة مقدار مساهمة كل مصدر لحاصل الحبوب ومقدار الاختلاف

بينها . اظهرت الدراسات الاولية عند تظليل سنابل الحنطة والشعير انخفاض في وزن الحبوب مقداره ٢٠ ــ ٣٠ ٪ (Porter et al 1959) . وباستعمال التظليل وقياس التمثيل الضوئي حيث حسب هؤلاء الباحثون مساهمة مصادر التمثيل الضوئي المختلفة للحاصل النهائي للحبوب . فوجدوا بأن مساهمة التمثيل الضوئي قبل التزهير (نواتج التمثيل المعاد انتقالها) كان ٢٥ ٪ وكان التمثيل الضوئي الحديث للاوراق والساق ٤٥ ٪ وساهم التمثيل الضوئي للسنبلة بمقدار ٣٠ ٪ . وقد أيدت نتائج الدراسات الحديثة التي استخدم فيها طرق متطورة جداً النسب المذكورة سلفا (جدول ٣ ــ ٢) . وتؤدي شدة الجفاف اثناء فترة امتلاء الحبوب الى تقليل حاصل الحبوب بسبب تقليل التمثيل الضوئي . لذا فان طلب المصب لملىء الحبوب يؤدي الى استخدام نواتج التمثيل المخزونة المعاد انتقالها . مما ينتج عنه مساهمة من نواتج التمثيل المخزونة بنسبة عالية (جدول ٣ ــ ٢) . وبالرغم من ان المركبات التي يعاد انتقالها ثانية تعد احدى المكونات المهمة في حاصل الحبوب الا ان التمثيل الضوئي خلال مرحلة امتلأ الحبوب يعد المصدر الرئيسي المهم في زيادة وزن حاصل الحبوب وهذا بسبب ان اكثر نواتج التمثيل قبل مرحلة امتلأ الحبوب قد

جدول (٣ ــ ٢) مساهمة التمثيل الضوئي قبل التزهير في حاصل حبوب الحنطة والشعير في ظروف نمو رطبة وجافة .

الباحث	النوع	ظروف النمو	حاصل الحبوب (غم / م^2)	حاصل الحبوب من انتقال نواتج التمثيل المخزونة (غم/م^2)	مساهمة التمثيل الضوئي قبل التزهير (٪)
Austin et al. (1980)	الشعير	جافة	٦٧٣	٧٤	١١
		رطبة	٣٠٢	١٣٣	٤٤
Bidinger et al. (1977)	الشعير	جافة	٥٣٠	٦٥	١٢
		رطبة	٣٨٤	٦٧	١٧
	الحنطة	جافة	٥٠٩	٦٤	١٣
		رطبة	٢٩٤	٧٩	٢٧

استعملت في النمو الخضري وتكوين الازهار . بينما تستعمل نواتج التمثيل خلال مرحلة امتلاْ الحبوب لهذه العملية (شكل ٣ ـ ٩) .



شكل (٣ ـ ٩) اجزاء الكاربون المشع ¹⁴C الموجودة في حبوب الحنطة والشعير عند نضج النبات كدالة لوقت التمثيل (عدد الايام من التزهير) Bidinger et al. 1977)

وحيث ان سنابل محاصيل الحبوب الصغيرة تقع في قمة الكساء الخضري وفي ظروف اضاءة للتمثيل الضوئي كما وان نواتج التمثيل تكون بالقرب من الحبوب فمن المتوقع ان يساهم التمثيل الضوئي للسنبلة بدرجة كبيرة في حاصل الحبوب . ان انواع الحنطة البدائية ذات حاصل منخفض لذا فان مصبها ذو طلب منخفض مقارنة مع انواع الحنطة الحديثة . ان اصناف الحنطة التي طورت لانتاج حاصل عالي تكون ذات توزيع كبير لنواتج التمثيل من الاوراق العلوية (Evans and Dunstone 1970) وقد يؤدي زيادة التمثيل الضوئي للسنابل الى زيادة الحاصل . واحدى الطرق للقيام بذلك هو اضافة السلفا *awns* (وهو امتداد رفيع للقنبع glume أو القنابة lemma) والتي اظهرت مضاعفة معدل التمثيل الضوئي (McDonough and Gauch 1959) . وقد اظهرت نتائج دراسات عديدة اجريت في بيئات جافة ورطبة جافة بان سلالات الحنطة ذات السفا اعطت حاصلاً

اعلى من حاصل السلالات المشابهة لها وراثياً ماعدى عدم وجود السفا بحوالي ١٢ ٪ (Suneson et. al. 1948; McDonough and Gauch 1959) .

وقد اوضح نفس التأثير وذلك بازالة السفا الذي ادى الى نقص في الحاصل مقداره ٢١ ٪ (Saghir et. al. 1968) .

ان التأثير الرئيسي للسفا على مكونات الحاصل هو زيادة وزن الحبة (Suneson et al. 1948) . وواضح Lupton سنة ١٩٦٦ ان كمية توزيع نواتج التمثيل من القنابع واوراق العلم الى البذور تزداد بتقدم امتلاء البذور وبما ان القنابع اقرب عضو الى الحبة لذا فانها توزع نواتج تمثيل اليها بنسبة اكبر من ورقة العلم (جدول ٣ ـ ٣) . لم يؤدي السفا الى زيادة الحاصل في المناطق الرطبة ربما يسبب زيادة حساسية النبات للامراض والاضطجاع (McKenzie 1972) .

جدول (٣ ـ ٣) كمية الكاربون المشع ^{14}C المتبقي في العضو المعامل او المنتقل الى الحبوب بعد سبعة ايام من معاملة القنابع أو ورقة العلم في الحنطة

عدد الايام بعد التزهير	الكاربون المشع المتبقي في العضو المعامل (٪)		الكاربون المشع في الحبوب (٪)	
	القنابع	ورقة العلم	القنابع	ورقة العلم
٧	٤٩	٣٧	٤٦	٤٥
٢١	٢٣	١٩	٧٢	٧٢
٢٨	١٤	٢٠	٨٤	٧٥

المصدر Lupton 1966

وفي الذرة الصفراء يقع العرنوص ear في منتصف الساق . وتأتي اغلب أو جميع نواتج التمثيل المنتجة من الاورق أو الاغمدة sheaths . وتسهام الاوراق العلوية بحوالي ٨٥ ٪ من نواتج التمثيل الى العرنوص في مرحلة امتلاء الحبوب . وتسهام الاوراق السفلية في امداد الجذر والساق وادامة الاوراق بنواتج التمثيل اضافة الى زيادة

وزن العرنوص وبالمقارنة مع الحبوب الصغيرة نجد ان جميع الاوراق في الذرة الصفراء تسهام ببعض نواتج التمثيل الى حاصل الحبوب (جدول ٣ ـ ٤)

جدول (٣ ـ ٤) نسبة الكاربون المشع ^{14}C المتوزعة على اجزاء الذرة الصفراء المختلفة من ورقة اعطيت الكاربون المشع $^{14}CO_2$ قبل اربعة ايام .

جزء النبات	نسبة الكاربون المشع الذي وجد في جزء النبات							
	عند التزهير				بعد التزهير			
المقاس	ثاني اوكسيد الكاربون المشع المضاف الى الورقة في الساق				ثاني اوكسيد الكاربون المشع المضاف الى الورقة في الساق			
الورقة	١	٢	٣	٤	١	٢	٣	٤
النورة الذكرية	٤	—	—	—	—	—	—	—
الساق ١	٢٢	—	—	—	٢٢	—	—	—
الساق ٢	١٩	١٥	—	—	٥	١١	—	—
العرنوص	٤٠	٦٢	٣	٣	٨٣	٨٥	٦٥	٤٥
الساق ٣	٨	١٢	٣٣	٨	٢	٣	٢٣	٨
الساق ٤	٤	٦	٢٩	٦٥	—	—	١١	٤٠
الجذور	٢	٥	٣٥	٢٤	—	—	١	٨

Eastin 1969

المصدر /

١ ـ تم اجراء القياسات عند التلقيح وخلال مرحلة امتلاء الحبوب (بعد التزهير) .

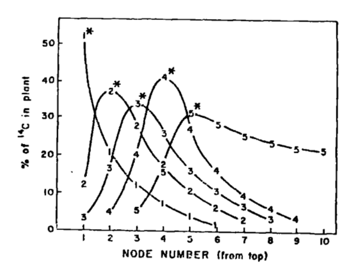
٢ ـ تم ترقيم الاوراق والعقد من الاعلى الى الاسفل . السيقان تشمل على الاوراق والاغماد والساق .

٣ ـ يشمل الساق ١ علىالعقدة الثالثة واعلى . والساق ٢ من العقدة الثالثة الى العرنوص (عادة العقدة ٧) . والساق ٣ يشمل من عقدة العنوص الى العقدة العاشرة . والساق ٤ من العقدة العاشرة الى القاعدة .

(-) يشير الى قياس كمية ضئيلة جداً .

لا يختلف اعادة انتقال النواتج المخزونة في الساق في اصناف الذرة الصفراء المتطورة حديثا عن الاصناف البدائية (Valle 1981) . ويوجد ارتباط موجب بين المخزون الاحتياطي في الساق وقوة الساق . ويعني قلة المواد المخزونة ضعف السيقان . والتي تشجع مهاجمة الاحياء المسببة لمرض تعفن الساق . ويبدو واضحاً بان اصناف الذرة الصفراء المستنبطة حديثاً تنتخب على اساس قوة اعادة انتقال المواد المخزونة . لذا فان النباتات تحافظ على مقاومة الاضطجاع .

وفي فول الصويا حيث تنمو وتتكون البذور على اغلب او جميع العقد يكون نمط الانتقال من كل ورقة متشابها . وتنتقل اكثر نواتج التمثيل من الورقة الى القرنات التي تنمو من نفس العقدة . اما المتبقي فينتقل الى العقد العلوية والسفلية (شكل ٣ ـ ١٠) . وتحتفظ الاوراق السفلية بنواتج تمثيل اكثر من العقد العلوية . وقد يكون بسبب قلة شدة الاضاءة المسببة الى انخفاض نواتج التمثيل (Shibles et. al. 1975)



شكل (٣ ـ ١٠) توزيع الكاربون المشع ^{14}C المضاف الى الورقة (النجمة) لعدد من عقد نبات فول الصويا خلال مرحلة امتلاء البذور وقد ازيلت جميع الاوراق ماعدى الخامسة التي غيرت التوزيع في العقدة الخامسة
(From Belikov and Pirskii 1966)

الخلاصة

يحصل توزيع نواتج التمثيل في النبات في اللحاء حيث تنتقل نواتج التمثيل من مصادر التمثيل الى المصبات . تمثل خلايا المصدر السكريات التي تنتقل الى كتلة المادة الميتة apoplast حول اللحاء وتدخل هذه السكريات بنشاط الى اللحاء (تحميل اللحاء) . الذي يؤدي الى زيادة الضغط الهيدروستاتيكي hydrostatic في منطقة اللحاء بزيادة امتصاص الماء . وتنتقل نواتج التمثيل الى المصبات حيث ان ازالة السكريات من كتلة المادة الميتة حول اللحاء تسبب انتقال السكريات والماء خارج اللحاء (تفريغ اللحاء) مسببا انخفاض الضغط الهيدروستاتيكي في تلك المنطقة من اللحاء .

اما بالنسبة للحاصل فان توزيع نواتج التمثيل مهم في مرحلتي النمو الخضري والنمو التكاثري . يحدد التوزيع خلال مرحلة النمو الخضري المساحة النهائية للاوراق وتطور الجذور والتفرعات . ان مساهمة توظيف نواتج التمثيل في نمو النبات خلال مرحلة النمو الخضري يحدد الانتاجية في المرحلة الاخيرة من التكوين . ويشمل على عدد البذور قبل التزهير ويعد التوزيع خلال مرحلة النمو التكاثري مهم لازهار وثمار وبذور المحاصيل . ويمكن لنواتج التمثيل ان تتوزع سواء كانت من التمثيل الضوئي الحديث او من التمثيل الضوئي للاجزاء غير الورقية او من اعادة انتقال المواد المخزونة . وتعتمد نسبة نواتج التمثيل الاتية من كل مصدر على التركيب الوراثي والبيئة .

ولاجل انتاج حاصل عالي يجب ان ينتج المحصول بسرعة دليل مساحة ورقية كافية لاعتراض اغلب الضوء لانتاج اقصى مادة جافة . ويجب بعد ذلك المحافظة على اعتراض عالي لاشعة الشمس . ويجب توزيع نواتج التمثيل باكبر كمية ممكنة الى الاعضاء ذات القيمة الاقتصادية بدون أي تأثير على النوعية أو الحصاد .

References المصادر

Austin, R. B., C. L. Morgan, M. A. Ford, and R. D. Blackwell. 1980. Ann. Bot. 44:309–19.
Belikov, I. F., and L. I. Pirskii. 1966. Sov. Plant Physiol. 13:361–64.
Bidinger, F., R. B. Musgrave, and R. A. Fischer. 1977. Nature 270:431–33.
Canny, M. J. 1960. Biol. Rev. 35:507–32.
______. 1973. Phloem Translocation. London and New York: Cambridge University Press.
Crosbie, T. M., and J. J. Mock. 1981. Crop Sci. 21:255–59.
Donald, C. M., and J. Hamblin. 1976. Adv. Agron. 28:361–405.
Duncan, W. G., D. E. McCloud, R. L. McGraw, and K. J. Boote. 1978. Crop Sci. 18:1015–20.
Eastin, J. A. 1969. Proc. 24th Annu. Corn Sorghum Res. Conf. Washington, D.C.: American Seed Association.
Evans, L. T., and R. C. Dunstone. 1970. Aust. J. Biol. Sci. 23:725–41.
Evans, L. T., and I. F. Wardlaw. 1976. Adv. Agron. 28:301–59.
Evans, L. T., R. L. Dunstone, H. M. Rawson, and R. F. Williams. 1970. Aust. J. Biol. Sci. 23:743–52.
Gallaher, R. N., D. A. Ashley, and R. H. Brown. 1975. Crop Sci. 15:55–59.
Gersani, M., S. H. Lips, and T. Sachs. 1980. J. Exp. Bot. 31:177–84.
Giaquinta, R. T. 1980. Biochem. Plants 3:271–320.
Gifford, R. M., and L. T. Evans. 1981. Annu. Rev. Plant Physiol. 32:485–509.
Hofstra, G., and C. P. Nelson. 1969. Planta 88:103–12.
Labanauskas, C. K., and G. H. Dungan. 1956. Agron. J. 48:265–68.
Lupton, F. G. H. 1966. Ann. Appl. Biol. 57:355–64.
McDonough, W. T., and H. G. Gauch. 1959. Maryland Agric. Exp. Stn. Bull. A103, pp. 1–16.
McKenzie, H. 1972. Can. J. Plant Sci. 52:81–87.
McNeil, D. L. 1976. Aust. J. Plant Physiol. 3:311–24.

Marshall, C., and G. R. Sagar. 1968. J. Exp. Bot. 19:785–94.
Marshall, C., and I. F. Wardlaw. 1973. Aust. J. Biol. Sci. 26:1–13.
Milburn, J. A. 1975. In Transport in Plants, ed. M. H. Zimmerman and J. A. Milburn. Berlin and New York: Springer-Verlag.
Mondal, M. H., W. A. Brun, and M. L. Brenner. 1978. Plant Physiol. 61:394–97.
Moorby, J., M. Ebert, and L. T. Evans. 1963. J. Exp. Bot. 14:210–20.
Moss, D. N., and H. P. Rasmussen. 1969. Plant Physiol. 44:1063–68.
Muchow, R. C., and G. L. Wilson. 1976. Aust. J. Agric. Res. 27:489–500.
Munch, E. 1930. Die Staffbewegungen in Der Pflanze [Translocation in Plants]. Jena: Fisher.
Murata, Y., and S. Matsushima. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge University Press.
Nichiporovich, A. A. 1960. Field Crop Abstr. 13:169–75.
Porter, H. K., N. Pal, and R. V. Martin. 1950. Ann. Bot. n.s. 15:55–67.
Saghir, A. R., A. R. Khan, and W. Worzella. 1968. Agron. J. 60:95–97.
St. Pierre, J. C., and M. J. Wright. 1972. Crop Sci. 12:191–94.
Salisbury. F. B., and C. W. Ross. 1978. Plant Physiology. Belmont, Calif.: Wadsworth.
Segovia, A. J., and R. H. Brown. 1978. Crop Sci. 18:90–93.
Shibles, R. M., I. C. Anderson, and A. H. Bigson. 1975. Agron. J. 60:95–97.
Suneson, C. A., B. B. Bayles, and C. C. Fifield. 1948. USDA Circ. 783, pp. 1–8.
Takeda, K., and K. J. Frey. 1976. Crop Sci. 16:817–21.
Thrower, S. L. 1962. Aust. J. Biol. Sci. 15:629–49.
Troughton, J. H., and B. G. Currie. 1977. Plant Physiol. 59:808–20.

Valle, M. R. R. 1981. Ph.D. diss., University of Florida, Gainesville.
Wardlaw, I. F. 1968. Bot. Rev. 34:79–105.
Wardlaw, I. F., and L. Moncur. 1976. Planta 128:43–100.
Webb, J. A., and P. R. Gorham. 1964. Plant Physiol. 39:663–72.

4

علاقات الماء

Water Relations

يعد الماء المحتوى الرئيسي لنباتات المحاصيل العشبية التي تنمو بسرعة . ويختلف المحتوى المائي بين ٧٠ ـ ٩٠ ٪ اعتماداً على العمر والنوع والنسيج النباتي والظروف البيئية . والماء ضروري ويقوم بوظائف عديدة في النبات :

١ ـ مذيب ووسط للتفاعلات الكيمياوية .
٢ ـ وسط لنقل المواد المذابة العضوية وغير العضوية .
٣ ـ الوسط الذي يعطي الامتلاء turgor . وان الامتلاء يشجع التوسع الخلوي وتركيب النبات وعرض الاجزاء الخضرية .
٤ ـ تمييء وتعادل الشحنات على الجزئيات الغروية . وبالنسبة للانزيمات يساعد اتحاد الماء على المحافظة على التركيب والقيام بوظائفها في انجاز التفاعلات .
٥ ـ الماء مادة اولية في التمثيل الضوئي وعمليات التحلل المائي والتفاعلات الاخرى في النبات .
٦ ـ يؤدي تبخر الماء (النتح transpiration) الى تبريد اسطح النبات .

تنمو او تعيش الجذور في الظروف الحقلية في تربة رطبة نسبياً بينما تنمو السيقان والاوراق في جو جاف نسبياً . وهذا يسبب استمرار سريان الماء من التربة خلال النبات الى الجو على طول منحدر تدرج انخفاض جهد الطاقة . وسريان الماء هذا على الاساس اليومي يعادل ١ ـ ١٠ مرات كمية الماء التي يحتفظ بها النبات في انسجته ، و ١٠ ـ ١٠٠ مرة بمقدار ما يستعمله في تكوين خلايا جديدة و ١٠٠ ـ ١٠٠٠ مرة بمقدار ما يستخدمه في التمثيل الضوئي (Jarvis 1975) . لذا فان حركة الماء الرئيسية من التربة الى الاوراق هو لتعويض الفقد الحاصل بالنتح .

وبسبب الطلب العالي للماء واهميته فان النبات يحتاج الى مصدر مستمر للماء للنمو والتكوين . ويؤدي نقص الماء في اية مرحلة من حياة النبات الى نقص النمو واحياناً نقص الحاصل ايضاً . وتتاثر كمية النقص في الحاصل على التركيب الوراثي وشدة نقص الماء ومرحلة تكوين ونمو النبات .

جهد الماء : Water Potential

يعتمد النظام الذي يوضح سلوك الماء وحركته بالتربة والنبات على اساس علاقة طاقة الجهد potential energy relationship . والماء يمتلك القدرة على القيام بعمل . فهو ينتقل من منطقة ذات جهد عالي الى منطقة ذات جهد منخفض . ويعبر عن طاقة الجهد في نظام سائل بمقارنته مع طاقة جهد الماء النقي . وحيث ان ماء النباتات والترب لا يكون عادة نقي كيمياوياً بسبب وجود المواد الذائبة ويكون فيزياوياً مرتبط بقوى مثل الجذب القطبي والجذب الارضي والضغط . فان طاقة الجهد تكون اقل من طاقة جهد الماء النقي . وتسمى طاقة الجهد في النبات والتربة بجهد الماء *water potential* . ويرمز له بالحرف الاغريقي (ψ_w) ويعبر عنه كقوة بوحدة المساحة . وان وحدة القياس المستخدمة هي بار *bar* او باسكال Pa*scal* . حيث ان ١ بار = ١٠^٥ باسكال = ١٠^٦ داين / سم٢ dynes • cm^{-2} = ٠.٩٩ ضغط جوي او ١٠^٢ جيول / كغم J • kg . ان جهد الماء للماء النقي يساوي صفر بار . اما جهد الماء في النباتات والترب فهو عادة اقل من صفر بار وهذا يعني انه ذو قيمة سالبة . وكلما زادت القيمة السالبة دل على انخفاض جهد الماء .

ان جهد الماء للنباتات والترب عبارة عن مجموع لعدد من مكونات الجهد :

$$\psi_w = \psi_m + \psi_s + \psi_p + \psi_x$$

حيث ان :

ψ_m = جهد الحشوة او الجهد الحبيبي *matrix potential* . القوة التي يمسك بها الماء بالنبات مكونات التربة بقوة الامدصاص adsorption . والخاصية الشعرية capillarity

ويمكن ازالة الماء فقد بواسطة قوة لذا فهو ذو قيمة سالبة .

ψ_s = جهد المذاب *solute potential* (الجهد الاوزموزي *potential*
osmotic) وهي طاقة جهد الماء المتاثرة بتركيز المذاب . تؤدي المواد المذابة الى خفض طاقة جهد الماء مولداً محلول ذو جهد ماء سالب .

ψ_p = جهد الضغط *pressure potential* (ضغط الامتلاء *turgor pressure,*)
وهو القوة المتسببه بالضغط الهيدروستاتيكي hydrostatic pressure . وبما انها قوة لذا فهي ذات قيمة موجبة . وعادة تكون اهميتها قليلة جداً في الترب الا انها ذات اهمية رئيسية في خلايا النبات الذي سوف يوضح لاحقاً .

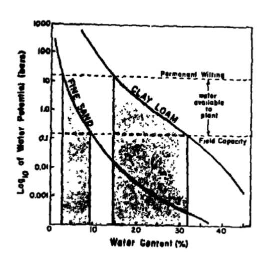
ψ_z = جهد الجذب الارضي *gravitational potential* وهو دائماً موجود الا انه عادة غير مهم في النباتات القصيرة مقارنة مع الجهود الثلاثة الاخرى . ويمكن ان يكون مهم في الاشجار الطويلة .

جاهزية ماء التربة SOIL WATER AVAILABILITY

تنمو جذور النباتات في التربة الرطبة وتستخلص الماء حتى تصل التربة الى جهد الماء الحرج critical water potential . ويسمى الماء الذي تمتصه جذور النباتات من التربة بالماء الجاهز او المتيسر *available water* . وهو الفرق بين كمية الماء في التربة عند السعة الحقلية *field capacity* (الماء الممسوك بالتربة ضد قوة الجذب) وكمية الماء في التربة عند نسبة الذبول الدائم *permanent wilting percent age* (وهي نسبة رطوبة التربة التي يذبل عندها النبات ويستعيد نموه في جو رطوبته النسبية ١٠٠ ٪) .

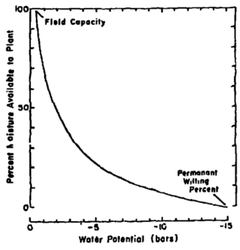
تتأثر جاهزية رطوبة التربة بالخواص الغروية (مثل مساحة سطح جزئيات التربة) . تمسك التربة الطينية الغرينية حوالي ٢٠ ٪ من وزنها رطوبة جاهزة . بينما تمسك التربة ذات النسجة الخشنة مثل الرمل الناعم حوالي ٧ ٪ فقط (شكل ٤ ـ ١) . وعلى اساس حجم التربة تمسك التربة الطينية الغرينية عند السعة الحقلية حوالي ١٧ سم ماء جاهز لكل متر عمق تربة بينما تمسك الترب الرملية الناعمة اقل من ٨ سم . ويمكن ان تجهز التربة المزيجية الناعمة عند السعة الحقلية حوالي ٢٥ سـم (١٠ إنـج) من الماء الى النبات ذو الجذور المتعمقة الى حوالي ١،٥ م (٥ قدم) في التربة .

ويتأثر جهد الماء في التربة الزراعية بالدرجة الرئيسية بجهد الحشوة او الجهد الحبيبي matrix potential . وبالدرجة الثانوية بجهد المذاب . ويمكن عمل



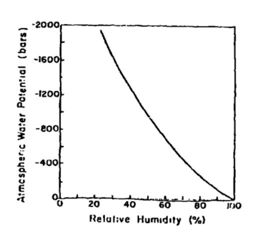
شكل (٤ ــ ١) جهد الماء لتربة رملية ناعمة وأخرى مزيجية غرينية عند محتويات ماء مختلفة . لاحظ بان ماء التربة الجاهز المساوي الى ٢٠ ٪ في التربة المزيجية .

علاقة بين جهد ماء التربة عند السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائم . ان جهد ماء التربة عند السعة الحقلية حوالي (ــ ٠.١ الى ــ ٠.٣ بار) . وتختلف نسبة الذبول الدائم بين انواع نباتات المحاصيل (ــ ١٥ الى ٥٠ بار) . ولكن تستعمل قيمة واحدة لها وهي = ــ ١٥ بار . يعد جهد الماء عند نقطة الذبول الدائم ذو اهمية قليلة جداً بسبب ان اكثر من ٧٠ ٪ من الماء الجاهز قد ازيل من التربة عند ــ ٥ بار (شكل ٤ ــ ٢) . وان كمية الماء الجاهزة بين ــ ١٥ و ٣٠ بار تكون قليلة جداً (Verasan and Phillips 1978).



شكل (٤ ــ ٢٠) نسبة الرطوبة الجاهزة للنبات في التربة الغرينية عند جهد ماء مختلفة في التربة . في هذه التربة يحتفظ بـ ٥٠ و ٧٥ و ٩٠ ٪ من الماء الجاهز في التربة عند جهد ماء ــ ٢و ــ ٥ و ــ ١٠ بار على التوالي .

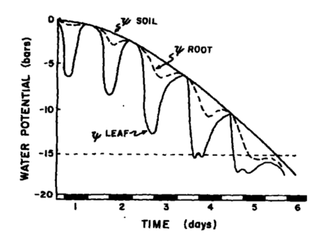
يكون عادة الهواء ذو جهد ماء منخفض جداً (شكل ٤ ـ ٣) مقارنة مع النباتات والترب . وحيث ان الورقة الحية تكون عادة ذات جهد ماء اكبر من ـ ١٥ بار فهناك منحدر تدرج طاقة كبير وحركة مستمرة للماء كبخار من الورقة الى الهواء . وعندما لايفقد الماء من النبات الى الهواء (مثلاً اثناء الليل) فان جهد ماء النبات يكون مقارب الى حالة توازن مع جهد ماء التربة . وعندما تنفتح الثغور يستمر فقد الماء من الورقة مما يؤدي الى خفض جهد ماء الورقة ويصبح اقل من جهد ماء سويق الورقة petiole . وحيث ان الماء ينتقل من جهد الماء العالي الى جهد الماء الواطئ لذا فان الماء ينساب من السويق الى الورقة . ويؤدي سريان الماء هذا الى انخفاض جهد ماء سويق الورقة الذي كان في حالة توزان مع جهد ماء الساق لذا فان الماء ينتقل من الساق الى سويق الورقة . ويستمر منحدر تدرج لجهد الطاقة هذا نحو الاسفل الى الجذر والتربة . وبكلمة اخرى يتكون نظام منحدر تدرج لجهد الماء من التربة الى الهواء . وتتاثر معدلات امتصاص الماء وحركته خلال او داخل النبات بكمية ماء التربة . واتصال الجذور بالتربة ومقارنة النبات والتربة الى سريان الماء . ومنحدر تدرج جهد الماء .(Begg and Turner 1976) .



شكل (٤ ـ ٣) جهد ماء الجو والرطوبة النسبية بدرجة حرارة ٢٥ مْ .

يمثل شكل (٤ ـ ٤) تخطيط توضيحي للتغيرات في جهد ماء التربة ـ النبات لفترة جفاف مقدارها خمسة ايام . عند اضافة ماء الى التربة والسماح لها بفقد ماء انجذب الارضي فان جهد الماء يكون ـ ٠,٣ بار . وعندما تنغلق الثغور اثناء الليل ينتقل الماء الى النبات ويصل الى حالة توازن بين جهد ماء النبات وجهد ماء التربة . وخلال النهار تنفتح الثغور ويحصل فقد الماء بالنتح . وعندما يفقد الماء من الورقة ينخفض جهد ماء الورقة مسبباً منحدر تدرج جهد الماء . وهذا يؤدي الى فرق في الطاقة مسبباً انتقال الماء من التربة ليحل محل الماء المفقود بالنتح .

وتنغلق الثغور اثناء الليل وينخفض النتح الى مايقارب الصفر . ومع ذلك فان الماء يستمر بالسريان في النظام حتى يصل جهد ماء النبات حالة توازن مع جهد ماء التربة . عندما تمتص النباتات الماء من التربة ينخفض جهد ماء التربة ويصبح جهد ماء الاوراق منخفض نسبياً مسبباً منحدر تدرج جهد الماء لاستمرار الامتصاص . لقد انخفض جهد ماء الاوراق في اليوم الرابع (شكل ٤ ـ ٤) الى ـ ١٥ بار وبقي ولم يتغير مشيراً الى ان النتح قد انخفض بسبب انعلاق الثغور الذي يصاحبه عادة ذبول الاوراق . وفي اليوم الخامس انخفض جهد ماء الاوراق والجذور والتربة الى اقل من جهد الماء ـ ١٥ بار . وهذا يشير الى ان الماء الجاهز او المتيسر للنبات غير كافي لمنع الذبول وان استعادة النمو لاتحصل مالم يضاف الماء الى التربة . ويشير انخفاض رطوبة التربة الى نسبة الذبول الدائم في اليوم الخامس (شكل ٤ ـ ٤) الى ان حجم قليل من التربة ونظام الجذر مع اتصال مباشر وقوي مع حجم التربة



شكل (٤ ـ ٤) مخطط يمثل جهد ماء التربة والنبات لفترة خمسة ايام جفاف . ينخفض جهد الماء خلال النهار بسبب الفقد بالنتح . وهذا يؤدي الى توليد منحدر تدرج . وخلال المساء ينخفض النتح ويرتفع جهد الماء داخل النبات يمثل الخط الافقي المتقطع اين يحصل الذبول

الكلي . وفي ظروف اغلب الحقول يكون حجم التربة للنبات كبير مما يسمح بانخفاض بطيء في محتوى ماء التربة . يكون محتوى الماء في الحقل غير منتظم خلال مقد التربة ، وبينما تمتص الجذور الماء من منطقة معينة فانها تتوسع وتنتشر الى مناطق جديدة من التربة التي قد يكون فيها جهد الماء عالي . وفي هذه الحالة غالباً ما يكون النبات قادر على المحافظة على جهد ماء اعلى من جهد ماء التربة ومع ذلك فكلما يقل حجم التربة الرطبة فسوف يحتاج النبات الى منحدر تدرج جهد ماء اكبر للجذور لامتصاص كمية كافية من الماء لسد حاجة الفقد الحاصل بالنتح .

وهي عملية تدريجية في الحقل وقد تستمر لعدة اسابيع في الترب ذات النسجة الوسطية الى المنخفضة . مما يسمح النباتات بالتاقلم لجهود الماء المنخفضة وعندما يكون حجم التربة محدود فان التغير في جهد الماء يكون سريع ولا توجد فرصة جيدة للنبات للتاقلم لجهد الماء المنخفض .

لتبخر النتح Evapotranspiration

تسمى كمية الماء الكلية المفقودة من الحقل بالتبخر من التربة وبالنتح من النبات بالـ *evapotranspiration* (ET) .

تعتمد عملية تبخر الماء من التربة على الطاقة حيث تشمل على التحويل من حالة سائلة الى حالة بخار . ويعتمد معدل النتح على منحدر تدرج ضغط البخار vapor pressure gradient ، والمقاومة للسريان وقابلية النبات والتربة على نقل الماء الى منطقة النتح . ويوفر النتح القوة الدافعة الرئيسية لامتصاص ماء النبات ضد سحب الجذب الارضي ومقاومة الاحتكاك frictional resistances في مسار الماء خلال النبات (Jarvis 1975) . وينظم معدل امتصاص الماء بالدرجة الرئيسية بمعدل النتح . اما ضغط الجذور root pressure ، وامتصاص الماء الحيوي او النشط فتلعب دوراً ثانوياً في الامتصاص ويكون تأثيرها واضحاً فقط عندما يكون النتح منخفض جداً او معدوم (Kramer 1959) .

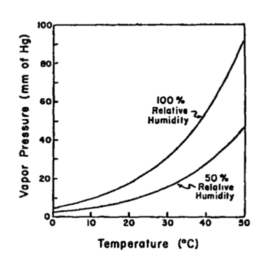
العوامل البيئية المؤثرة على التبخر النتح

يتحدد فقد الماء من النبات الى الجو بعوامل بيئية ونباتية
ويسمى تأثير العوامل البيئية على التبخر ـ النتح بالطلب الجوي *atmospheric demand* او الطلب التبخري ***evaporatory demand*** .

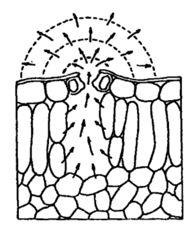
وكلما كان الطلب الجوي عالي كلما كان تبخر الماء اسرع من سطح ماء حر .
وتؤثر العوامل البيئية التالية على الطلب الجوي ،

١ ـ الاشعاع الشمسي Solar radiation . يستعمل من الاشعاع الشمسي الممتص بالورقة ١ ـ ٥ ٪ في التمثيل الضوئي و ٧٥ ـ ٨٥ ٪ لرفع درجة حرارة الورقة والنتح . ويؤدي زيادة الاشعاع الشمسي الى زيادة الطلب الجوي .
٢ ـ درجة الحرارة ، تؤدي زيادة درجة الحرارة الى زيادة قدرة الهواء على مسك الماء (شكل ٤ ـ ٥) والذي يعني زيادة الطلب الجوي
٣ ـ الرطوبة النسبية relative humidity . يؤدي زيادة محتوى الماء في الهواء الى زيادة جهد ماء الهواء وهذا يعني ان زيادة الرطوبة النسبية تؤدي الى خفض الطلب الجوي (شكل ٤ ـ ٣ ، ٤ ـ ٥) .
٤ ـ الرياح . يحدث النتح عندما ينتشر الماء خلال الثغور وعندما يكون الهواء ساكن يتكون حاجز منحدر تدرج الانتشار **diffusion gradient barrier** حول الثغور (شكل ٤ ـ ٦) . وهذا يعني ان انتشار الماء من داخل الورقة الرطبة متساوي تقريباً مع الماء المتجمع خارج الورقة والذي يؤدي الى خفض منحدر تدرج الانتشار ولذا يقل النتح . وعندما تزيل الرياح الرطوبة القريبة من الورقة يزداد الفرق في جهد الماء داخل الثغور المفتوحة وخارجها مباشرةً ويزداد صافي انتشار الماء من الورقة (شكل ٤ ـ ٧) .

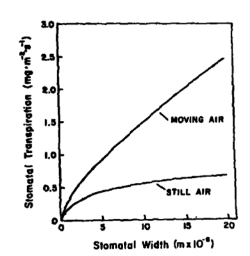
يقيس مختصي الانواء الجوية Climatologists الطلب الجوي بتحديد كمية الماء المتبخر من اناء مفتوح **open pan** . ويحصل اعلى طلب جوي في الوقت من السنة الذي يكون فيه الاشعاع الشمسي ودرجة الحرارة اقصى مايمكن (شكل ٤ ـ ٨) .



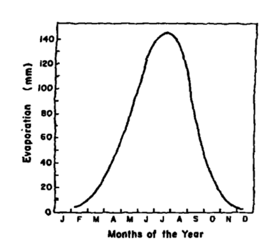
شكل (٤ ـ ٥) تأثير درجة الحرارة على قدرة الهواء على حمل الماء . اذا كان الهواء عند ٥٠ ٪ رطوبة نسبية بدرجة حرارة ٤٣ مْ . وخفضت درجة الحرارة اقل من ٣٠ مْ (نقطة الغياب) . فهو لا يستطيع حمل ماء اكثر من ذلك وبهذا يحصل تكثف للماء .



شكل (٤ ـ ٦) انتشار الماء خلال الفتحات الثغرية بدون حركة للهواء (عدم وجود رياح) خارج سطح الورقة يؤدي الى تكوين منحدر تدرج الانتشار مما يؤدي الى تقليل النتح .



شكل (٤ ـ ٧) الرياح (حركة الهواء) وتأثيرها على النتح عند فتحات تركيبية مختلفة عندما تكون الفتحات الثغرية ضيقة فان الفرق بين الهواء الساكن والمتحرك اقل بكثير من عندما تكون الفتحات الثغرية واسعة (Bange 1953)



شكل (٤ ـ ٨) التبخر من الاناء المفتوح خلال اشهر السنة في المنطقة المعتدلة .

عوامل النبات المؤثرة على التبخر النتح

ان العوامل النباتية كالطلب الجوي تحور معدل التبخر النتح وذلك بتأثيرها على مقاومة حركة الماء من التربة الى الهواء .

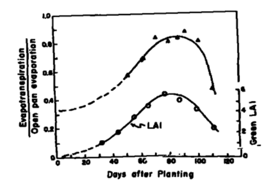
١ ـ غلق الثغور Stomatal closure . يحدث اغلب النتح من خلال الثغور بسبب عدم النفاذية النسبية للكيوتكل cuticle . ويحصل فتح قليل عندما تكون الثغور مغلقة . وكلما تكون فتحة الثغور واسعة يزداد الماء المفقود (شكل ٤ ـ ٧) . الا ان زيادة فقد الماء تكون اقل لكل زيادة في وحدة عرض الثغور . وتؤثر عوامل كثيرة على غلق وفتح الثغور . والعوامل الرئيسية تحت الظروف الحقلية هي مستويات الضوء والرطوبة . ويسبب الضوء في اغلب المحاصيل فتح الثغور .

ويؤدي مستوى الرطوبة المنخفض في الورقة (جهد ماء الورقة قليل) الى فقد الامتلاء في الخلايا الحارسة مسبباً غلق الثغور .

٢ ـ عدم وحجم الثغور . تحوي اوراق اغلب المحاصيل الانتاجية على عدد كبير من الثغور في كلا جانبي الورقة (انظر جدول ١ ـ ١) . ان لعدد وحجم الثغور التي تتأثر بالتركيب الوراثي والبيئة تأثير اقل على النتح الكلي من تأثير غلق وفتح الثغور .

٣ ـ كمية الاوراق . كلما زادت مساحة الاوراق كلما كان التبخر ـ النتح اكثر . ويوضح شكل (٤ ـ ٩) بانه كلما زاد دليل مساحة الاوراق في الحقل زادت كمية التبخر ـ النتح مقارنة مع تبخر الاناء المفتوح .

ومع ذلك فان الزيادة في فقد الماء تكون قليلة لكل زيادة في وحدة دليل مساحة الاوراق . وهناك دلائل تشير الى ان التبخر النتح لايزداد بزيادة دليل المساحة الورقية اكثر من تلك المطلوبة لاعتراض ٨٠ ٪ من الاشعاع الشمسي (Stern 1965).

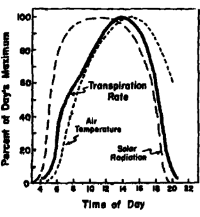


شكل (٤ ـ ٩) كمية المساحة الورقية وتأثيرها على فقد الماء من كساء فول الصويا . عند تقسيم التبخر ـ النتح على التبخر النتح بالاناء المفتوح يزال تأثير الطلب او الاحتياج الجوي وبذلك يمكن ملاحظة تأثير المساحة الورقية (Shaw and Laing 1966)

٤ ـ التفاف او انطواء الورقة Leaf rolling or folding . تملك الكثير من اوراق النباتات آليه (ميكانيكية) لتقليل النتح عندما يصبح الماء محدود . تقلل بعض انواع العائلة النجيلية كالذرة الصفراء تعرض المساحة الورقية بالتفاف الاوراق . بينما تقلل انواع اخرى مثل الحشيش الازرق bluegrass تعرض المساحة الورقية بانطواء اوراقها . وتملك الاوراق العريضة اليات اخرى لتقليل فقد الماء . على سبيل المثال . لفول الصويا القابلية على التفاف اوراقها ،وبذا فان الشعيرات الفضية الموجودة على السطح السفلي المعرض سوف يعكس كمية اكثر من الضوء .

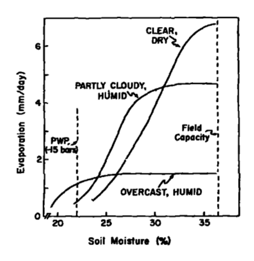
٥ ـ عمق الجذور وانتشارها Root depth and proliferation تعتمد ميسورية رطوبة التربة واستخلاصها بالدرجة الرئيسية على عمق وانتشار الجذور . ويزيد تعمق الجذور من ميسورية الماء وانتشار الجذور (الجذور بوحدة حجم التربة) يزيد من استخلاص وامتصاص الماء من وحدة حجم التربة قبل حصول الذبول الدائم .

يساعد معرفة كيفية تأثير العوامل البيئية والنباتية على التبخر النتح على توضيح النمط اليومي للتبخر والنتح في الحقل . تنفتح الثغور استجابة الى الضوء ويزداد التبخر النتح بزيادة الاشعاع الشمسي ودرجة الحرارة . عندما لايصبح الطلب الجوي اكثر من قدرة النبات على تجهيز الماء الى الاوراق فان اعلى معدل تبخر تنح يحدث خلال فترة بعد الظهر عندما تكون درجة الحرارة اقصى مايمكن شكل (٤ ـ ١٠) . ويبدأ التبخر النتح اليومي بالانخفاض في نهاية النهار (قبل غروب الشمس) وذلك اساساً بسبب قلة طاقة الضوء وانخفاض درجة الحرارة .



شكل (٤ ـ ١٠) العلاقة بين الاشعاع الشمسي ودرجة الحرارة والتبخر ـ النتح Briggs and Shantz 1916)

وعندما يكون محتوى ماء التربة عالي يزداد التبخر النتح بزيادة الطلب الجوي. اما عندما يكون محتوى ماء التربة محدود فانه يسبب تغير في العلاقات بين الطلب الجوي ورطوبة التربة وغلق الثغور ومعدل سريان الماء خلال النبات (شكل ٤ ــ ١١) . وعندما ينخفض مستوى الماء (الرطوبة) في التربة فان مستوى التبخر النتح ليوم ذو طلب جوي عالي (يوم صافي وجاف) ينخفض الى مستوى مشابهة الى مستوى التبخر النتح ليوم ذو طلب جوي قليل (يوم غائم جزئياً ورطب) . وربما يكون سبب ذلك هو غلق الثغور او زيادة المقاومة للانتقال خلال فترة بعد الظهر ذات ايام الطلب الجوي العالي وليس المنخفض . وبعبارة اخرى ، عندما تكون الرطوبة في التربة محدودة في يوم طلب جوي عالي فان الاوراق تفقد ماء بسرعة اكثر مما يمكن للجذور او نظام النقل تجهيزه للاوراق . يؤدي هذا الى خفض جهد ماء الورقة لدرجة كافية ان تسبب غلق الثغور ولا يؤدي الى امتصاص وانتقال بطيء للماء بسبب زيادة المقاومة في التربة والنبات . وفي يوم يكون فيه الطلب الجوي منخفض يمكن ان يسد الماء الممتص بالجذور فقد الماء بالاوراق . لذا فان فقد الماء يستمر بدون اعاقة حتى يصل جهد ماء التربة الى مستوى منخفض . وهذا يوضح التداخل بين الطلب الجوي وعوامل التربة وعوامل النبات التي تؤثر على معدل التبخر النتح في الحقل .

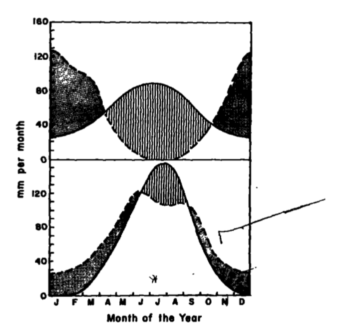


شكل (٤ ــ ١١) التبخر النتح للمحصول وعلاقته بالاحتياجات الجوية وجاهزية الماء في التربة (Denmead and Shaw 1962)

POTENTIAL EVAPOTRANSPIRATION قدرة التبخر النتح

قدرة التبخر النتح عبارة عن مجموع التبخر والنتح من سطح تربة مغطاة كلياً بنباتات خضراء مع كمية وفيرة من الماء . ويمكن تقدير قدرة التبخر النتح من تبخر الاناء المفتوح open-pan evaporation (شكل ٤ ـ ٨) . وان اغلب المحاصيل لاتبقى عند قدرة التبخر النتح خلال دورة حياتها بسبب ان هناك اوقات لايملك فيها المحصول كساء خضري كامل او ان التربة غير قادرة على تجهيز الماء ليحل بدل الماء المفقود بالنتح . ان المحاصيل الحولية تبدأ نموها بمساحة ورقية قليلة جداً وتزداد خلال موسم النمو . وحيث ان نباتات المحاصيل تنمو بسرعة في ظروف درجات الحرارة العالية والاشعاع الشمسي العالي . وبما ان الطلب الجوي يكون اعلى ما يمكن تحت هذه الظروف فان المساحة الورقية العالية تحصل خلال ذروة قدرة التبخر النتح . وهذا عادة بسبب قمة الطلب على الماء الذي يحدث في منتصف الصيف (شكل ٤ ـ ٨) .

وعنـد مقارنـة قدرة التبخر النتح مع الامطار ، يتضح لماذا يحدث احياناً نقص الماء خلال فترة معدل النمو السريع (شكل ٤ ـ ١٢) . ولاجل انتاج حاصل عالي يجب تجهيز المحصول بالماء خلال هذه الفترة . ويمكن ان يتم هذا اما بخزن



شكل (٤ ـ ١٢) يبين معدل الامطار وجهد التبخر النتح لمناخ منطقة البحر الابيض المتوسط (أعلى) ، والمناخ القاري (أسفل) . تمثل الخطوط المتقطعة الامطار اما الخطوط الصلبة فتمثل التبخر النتح . وتشير المساحة الى ان كمية الامطار اقل من التبخر النتح . اما المساحة المظللة فتشير الى ان كمية الامطار أكثر من التبخر النتح .

كمية كافية من رطوبة التربة لتجهيز المحاصيل خلال فترة نقص الماء او بواسطة الري . وفي اغلب المناطق الزراعية تعد الترب الاكثر انتاجية هي تلك التي تكون ذات قابلية عالية لخزن الماء والتي تسمح للمحاصيل ان تعطي حاصلاً خلال فترات تكون فيها الامطار اقل من التبخر النتح .

الشد الرطوبي Moisture Stress

الماء يحدد احياناً نمو المحصول وتطوره . وتعتمد استجابة النبات الى شد الماء على الفعالية الايضية والشكل الظاهري ومرحلة النمو والقدرة الانتاجية . ان ترتيب الاستجابة لدورة الجفاف كما يلي .

يعد النمو الخلوي اكثر وظائف النبات حساسية لنقص الماء (جدول ٤ ــ ١) . ان جهد الماء للانسجة المرستيمية اثناء النهار يسبب احياناً انخفاض جهد الامتلاء او الضغط اقل مما مطلوب للتوسع الخلوي . وهذا بدوره يسبب خفض تمثيل البروتين وتمثيل جدران الخلايا والتوسع الخلوي والذي قد يفسر الملاحظة بان العديد من الانواع يكون اكثر نموها اثناء الليل عندما يكون جهد الماء كبير . ويؤدي تأثير شد الماء أثناء النمو الخضري الى تكوين اوراق صغيرة (شكل ٤ ــ ١٣) . والذي قد يقلل دليل المساحة الورقية عند النضج مؤدياً الى اعتراض ضوء شمس بالمحصول يثبط تمثيل الكلورفيل (اليخضور) عند النقص الشديد للماء .

كما يؤدي الشد الرطوبي الى تقليل فعالية اغلب الانزيمات (مثل انزيم nitrate reductase بينما تزداد فعالية انزيمات التحلل (مثل انزيم amylase . ويعمل تحلل جزئيات المركبات الاحتياطية على تقليل جهد المذاب او الجهد الازموزي الذي يؤدي الى زيادة في جهد الامتلاء وبذلك يبطل تأثير نقص الماء .

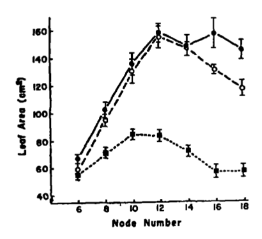
TABLE 4.1. Generalized sensitivity to water stress of plant processes or parameters

Process or Parameter	Water potential (ψ_w) of tissue (bars)[a] (−5, −10, −15, −20)	Comments
Cell growth reduction		Fast-growing tissue
Cell wall synthesis reduction		Fast-growing tissue
Protein synthesis reduction		Etiolated leaves
Chlorophyll synthesis reduction		...
Nitrate reductase level reduction		...
ABA synthesis		...
Stomatal closing		Depends on species
CO_2 assimilation reduction		Depends on species
Respiration reduction		...
Xylem conductance reduction		...
Proline accumulation		...
Sugar concentration		...

Source: From Hsaio et al. 1976.

[a] The dashed line represents the range of (ψ_w) in which the factor is first affected. The solid line indicates the range in which that factor is almost always affected.

جدول (٤ ـ ١) يوضح حساسية عمليات النبات الفسيولوجية الى فقد الماء .
جهد ماء الانسجة (بار)



شكل (٤ ـ ١٣) مساحة الاوراق النهائية لكل عقدة للفاصوليا للمعاملات الرطبة (●) والمتوسطة (٥) والجافة (●) ، (Elston et al. 1976).

يؤدي نقص جهود الماء الى تغير تركيز الهورمونات ايضاً . فمثلاً يزداد حامض الابسيسيك abscisic acid (ABA) في الاوراق والثمار . ويدل تراكم حامض الابسيسيك على غلق الثغور والتي ينتج عنها نقص في تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون . وعندما يكون التراكم عالي يؤدي الى تساقط الاوراق والثمار (Hsiao 1973) . ولا تظهر جميع النباتات زيادة حامض الابسيسيك بالشد الرطوبي ، وقد تعيق السايتوكاينينات والاثيلين تأثير حامض الابسيسيك واحياناً يزداد تركيزها عند زيادة تركيز حامض الابسيسيك (Tal and Imber 1971) . وقد يكون هذا هو سبب نضج الثمار السريع تحت ظروف شد الماء .

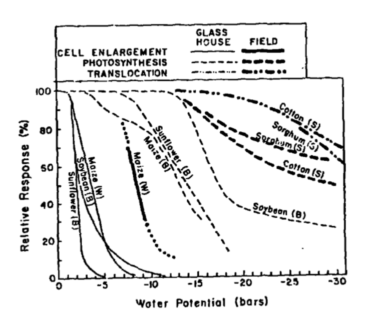
ويزداد تركيز الحامض الاميني البرولين *proline* اكثر من الاحماض الامينية الاخرى تحت ظروف الشد العالية والمتوسطة . ويبدو ان البروتين يساعد على تحمل الجفاف ، حيث يعمل كمخزن لتجمع النتروجين و / او كجزيئات مذابة لتقليل الجهد الازموزي للسايتوبلازم (Stewart 1962) . وعند المستويات العالية من الشد الرطوبي (جهد ماء اكثر من ـ ١٥ بار) يقل التنفس وتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون وانتقال نواتج التمثيل ونقل الخشب بشكل سريع الى مستويات واطئة بينما تزداد فعالية انزيمات التحليل .

ان النباتات المتعرضة للشد الرطوبي النامية في مستوى ماء تربة عند الذبول الدائم تستعيد عادة نموها عند ريها لذا كانت فترة الذبول قصيرة .

الا ان اوراقها القديمة قد تسقط ويقل حجم الجديدة وقد تحتاج الورقة الى عدة ايام حتى يصل التمثيل الضوئي الى مستويات قبل ظروف الشد (Bégg and Turner 1976) .

التعديل الازموزي OSMOTIC ADJUSTMENT

اجريت اغلب الدراسات على تأثير الشد المائي على النباتات على انسجة مزالة او مقطوعة excised من النباتات او على نباتات نامية في سنادين (إصص pots) بحجم محدود من التربة . وهناك دلائل واضحة تشير الى ان النباتات النامية في سنادين تكون استجابتها مختلفة عن تلك النباتات النامية تحت ظروف الحقل . حيث ان النباتات النامية بحجم محدود من التربة تظهر علامات الشد الرطوبي بسرعة اكبر من تلك النامية في ظروف الحقل . وتكون كثافة الجذور كبيرة ومنتشرة خلال حجم التربة ويحصل امتصاص الماء من جميع مقد التربة بشكل منتظم وان دورة الجفاف اسرع نسبياً (شكل ٤ ــ ٤) .



شكل (٤ ــ ١٤) تأثير جهد الماء على استطالة الخلايا والتمثيل الضوئي والانتقال لانواع عديدة تحت ظروف البيت الزجاجي والحقل .

وتنمو عادة جذور النباتات النامية بحجم تربة كبيرة . وتوجد اعلى كثافة للجذور في الجزء العلوي من مقد التربة حيث يكون امتصاص الماء سريع ، وعندما يصبح الماء محدود في الجزء العلوي من مقد التربة . فان الجذور تنتشر الى الجزء السفلي من مقد التربة حيث يكون الماء متوفر بكمية كبيرة . لذا فان الشد خلال دورة جفاف يتكون بصورة تدريجية للنباتات النامية في الحقل . وان احتمال التغلب على جهد الماء اثناء الليل يكون كبير . ويملك النبات الوقت الكافي للتاقلم الى التطور الحاصل بالشد الرطوبي (Begg and Turner 1976)

اظهرت النباتات النامية في غرف النمو سرعة في نقص توسع الورقة، ابتداءً عند جهد ماء الورقة ــ ٢ الى ــ ٤ بار وفي التمثيل الضوئي عند ــ ٦ الى ــ ٨ بار (شكل ٤ ــ ١٤) . بينما اظهرت البيانات الحقلية معدل سرعة توسع الورقة عند ــ ٨ الى ــ ١٠ بار (McCree and Davis 1974; Watts 1974) . تتحدد حركة النباتات بجهد الماء ، الا ان العمليات الفسيولوجية المتاثرة بميسورية الماء يمكن توقعها بشكل افضل بمكونات جهد الماء . ولاجل تقييم شد الماء على العمليات الفسيولوجية يجب معرفة جهد المذاب والضغط الازموزي . والعامل الرئيسي المؤثر على نمو وتوسع الخلية هو جهد الامتلاء والذي يختلف بدرجة كبيرة عند اي جهد ماء بسبب قيمته السالبة المساوية الى القيم الموجبة لجهد المذاب وجهد الحشوة **materix potential** .

على سبيل المثال عند استعمال معادلة (٤ ــ ١) فان جهد ماء الخلية يكون كالاتي :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$$

(+ ١٢ بار) + (− ٢ بار) + (−٧٠ بار) =(−٦٠ بار)

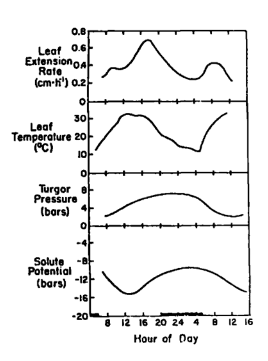
ولكن اذا ازداد مستوى المذاب في الخلية (بسبب تحلل النشاء او حركة البوتاسيوم) فان الماء سوف ينتشر الى الخلية مسبباً زيادة الجهد الازموزي ψ_w حتى في حالة عدم زيادة جهد الماء ψ_w وهذا يسمى بالتعديل الازموزي *osmotic adjustment* .

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$$

(+ ٦ يار) + (− ٢ يار) + (− ١٥ يار) = (− ١١ يار)

ان الابحاث التي اجراها Acevedo واخرون سنة ١٩٧٩ على توسع اوراق والذرة الصفراء والذرة البيضاء توضح التعديل الازموزي : فقد قاسوا جهد الضغط (ضغط

الامتلاء) وجهد المذاب للاوراق المتوسعة (في مرحلة التوسع) خلال فترة ٢٤ ساعة فوجدوا ان توسع الورقة يحصل بسرعة في نهاية النهار بسبب زيادة ضغط الامتلاء بالرغم من ان جهد الماء (- ٦ بار) كان منخفضاً (شكل ٤ ـ ١٥) . ان الزيادة في جهد الضغط الناتج من إنخفاض جهد المذاب يسبب تراكم السكر في الخلايا التي هي في حالة توسع . لاتتراكم السكريات في الاوراق المظللة لذا فقد انخفض فيها توسع الورقة وحدث توسع قليل للاوراق في الليل بسبب انخفاض درجة الحرارة .
وبالرغم من ان توسع الاوراق يحدث عندما يكون جهد الماء منخفض فان ري النباتات يؤدي الى توسع كبير للاوراق خلال فترة الصباح مقارنة مع اوراق النباتات غير المروية .



شكل (٤ ـ ١٥) يبين حالة معدلات توسع الورقة (الاستطالة) وضغط الانتفاخ وجهود المذاب للذرة الصفراء غير المروية في اليوم ٤٢ بعد الزراعة (Acevedo et al. 1979.

ويكون النظام الجذري للنباتات النامية في سنادين صغيرة محدود لذا يحصل بسرعة نقص ماء شديد فيها ويبدو انها غير قادر على القيام بالتعديل الازموزي الموجود في النباتات النامية في الحقل . ومع ذلك لايمكن الافتراض بان جميع انواع المحاصيل تستطيع عمل تعديل ازموزي تحت الظروف الحقلية . ويجب اجراء دراسات عديدة قبل فهم الفرضية بصورة جيدة .

الاستجابة الثغرية للشد الرطوبي
STOMATAL RESPONSE TO MOISTURE STRESS

ان سبب فتح الثغور يعود الى زيادة ضغط الامتلاء للخلايا الحارسة وعلاقتها بالخلايا المحيطة . وضغط الامتلاء هذا هو استجابة الى التحفيز البيئي وقد يكون احياناً بسبب تدفق البوتاسيوم مما يؤثر على التعديل الازموزي (Humble and Hsiao 1970) . ويعد الضوء وتركيز ثاني اوكسيد الكاربون المنخفض وكمية كافية من الماء ومستويات منخفضة من حامض الابسيسيك ABA عوامل ضرورية لتحفيز تدفق او انتشار البوتاسيوم الى الخلايا الحارسة .(Humble and Raschke 1971) لذا فان شد الماء الذي يمكن ان يقلل فتح الثغور ربما يخفف (يعدل) بوجود حامض الابسيسيك .

تختلف الاستجابة الثغرية بين النباتات النامية في سنادين صغيرة وتلك النامية تحت الظروف الحقلية . ويوضح شكل (٤ ـ ١٤) الاختلاف في استجابة تأثير جهد الورقة على امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون . وكانت الدراسات التي اجريت على الذرة الصفراء وعباد الشمس قد تمت على نباتات مزروعة في حجم تربة قليل او محدودة .

ان غلق الثغور هو العامل المسبب الى خفض معدل التمثيل الضوئي بسبب انخفاض النتح (مقاومة الثغور) الى نفس درجة انخفاض ثاني اوكسيد الكاربون . وقد بدات النباتات النامية في سنادين غلق ثغورها عند جهد ماء ورقة حوالي ـ ٨ بار . الا ان الدراسات التي قام بها Sung و Krieg سنة ١٩٧٩ على الذرة البيضاء والقطن أظهرت بان امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون يبدأ بالانخفاض عند جهد ماء ورقة ـ ٣٠ بار . ويبدو بوضوح ان الثغور تحت ظروف الحقل التي تحصل فيها دورة الجفاف لعدة اسابيع بدلاً من عدة ايام غالباً ماتكون قادرة على البقاء مفتوحة بجهد ماء ورقة منخفض جداً .

وفي بعض الانواع تؤثر مرحلة تطور النبات على فتح الثغور في ظروف الحقل . وقد اظهرت الدراسات التي اجريت على الذرة الصفراء والذرة البيضاء من قبل (Ackerson و Krieg سنة ١٩٧٧ ان جهد الماء المنخفض في مرحلة النمو الخضري يسبب فتح الثغور تحت ضوء الشمس . هذا ولا يحصل غلق كامل للثغور ابداً تحت ضوء الشمس بسبب ان اعلى مقاومة للورقة هي حوالي ١٠ ثانية / سم عند جهد ماء ـ ٢٠ بار . بينما تزداد المقاومة في الظلام الى ٣٠ ثانية / سم . ولم تظهر الذرة الصفراء

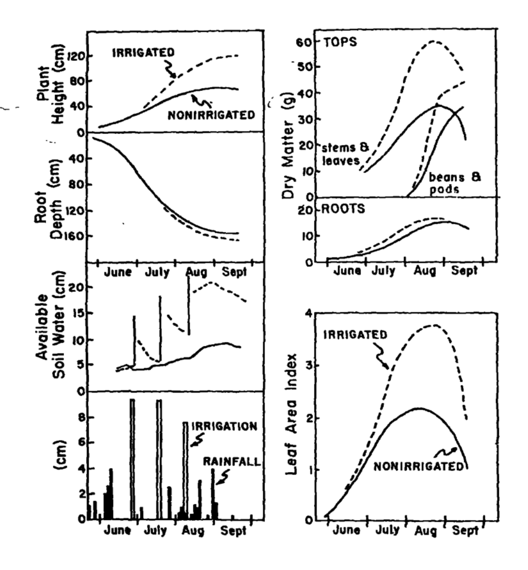
او الذرة البيضاء تغير في مقاومة الورقة بتغير جهد الماء في مرحلة النمو التكاثري . لذا فان عملية تنظيم الثغر لم تظهر اية حساسية للشد الرطوبي خلال مرحلة النمو التكاثري . وتحت هذه الظروف من الصعب تحديد العوامل التي تقلل فقد الماء من النباتات . وربما تكون النباتات قادرة على عمل مقاومة داخلية تعمل على تقليل او تحديد قابلية النبات على النتح
· Ackerson and Krieg 1977).

يختلف سلوك الثغور باختلاف البيئة ومرحلة التطور وموقع الاوراق على النبات وانواع المحاصيل . هذا ويتطلب اجراء دراسات عديدة للفهم الجيد لمعرفة العوامل المؤثرة على استجابة النبات الى مستويات مختلفة من شد الماء .

تأثير شد الماء على الحاصل

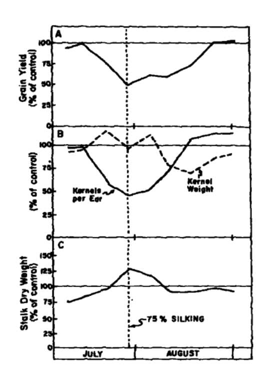
هناك تاثيرات عديدة لشد الماء على الحاصل . ففي مرحلة النمو الخضري يؤثر شد الماء حتى ولو كان قليلاً على معدل توسع الورقة ودليل المساحة الورقية في المراحل المتاخرة من نمو المحصول (شكل ٤ ــ ١٣) . اما النقص الشديد للماء فيؤدي الى غلق الثغور الذي بدوره يقلل امتصاص ثاني اوكسيد الكاربون وانتاج المادة الجافة . كما يؤدي استمرار شد الماء الى نقص كبير بمعدل التمثيل الضوئي الذي قد يحتاج الى عدة ايام بعد اضافة الماء للوصول الى المعدلات الاصلية . وقد وجد بان عدد من معالم او مقاييس النمو في فول الصويا ، على سبيل المثال ، تتاثر بدرجة كبيرة بشد

الماء *(Mayaki et al. 1976)* (شكل ٤ ــ ١٦) . ان استطالة الجذور والوزن الجاف لاتتأثر بقدر تأثير المساحة الورقية واستطالة الساق والوزن الجاف للقسم العلوي للنبات . حيث ان الجذور تنتشر الى مناطق جديدة يكون فيها الماء المتيسر غير نافذ مسبباً نقص قليل في استطالة الخلية . هذا ولا يتأثر حاصل البذور بدرجة كبيرة كحاصل النمو الخضري، وقد يعزى سبب ذلك الى جاهزية الماء بكمية كبيرة خلال فترة امتلاء البذور والى اعادة انتقال نواتج التمثيل المخزونة في الاجزاء الخضرية . ويعد نقص المساحة الورقية في مرحلة النمو الخضري المبكر اكثر تأثر بنقص الماء



شكل (٤ ـ ١٦) التغير في الارتفاع والوزن الجاف والمساحة الورقية لفول الصويا المروية وغير المروية . لاحظ بأن تأثير الجفاف على الاجزاء العلوي للنبات أكثر بكثير من تأثيره على الجذور .(Mayaki et al. 1976) .

وبالنسبة لحاصل البذور يعد وقت حدوث الشد المائي مهم كاهمية درجة الشد . وبالنسبة لانواع محدودة النمو مثل الذرة الصفراء يعتبر الشد المائي الشديد لمدة سبعة ايام في بعض مراحل النمو التكاثري حرجة (شكل ٤ ـ A١٧) . ان مرحلة التلقيح (الحريرة) ولمدة اسبوعين بعدها حساسة جداً لنقص الماء . وكان عدد الحبوب بالعرنوص مكون الحاصل الذي تأثر بدرجة كبيرة اكثر من غيره (شكل ٤ ـ B ١٧) وتستطيع النباتات انتاج نواتج تمثيل اكثر مما تستطيع خزنة في الحبوب وكان هذا واضحاً بزيادة وزن الساق (شكل ٤ ـ C ١٧) . لم يؤثر شد

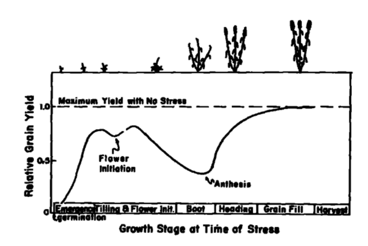


شكل (٤ ـ ١٧) جهد الجفاف بمراحل مختلفة من نمو الذرة الصفراء وتثيره على (A) حاصل الحبوب (B) مكونات حاصل الحبوب . (C) وزن الساق الجاف Claassen and Shaw 1970

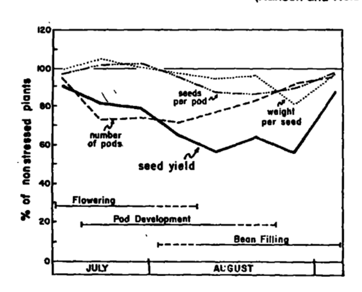
الماء عند حصوله بعد ثلاثة اسابيع من التلقيح على عدد الحبوب قد عبرت وان نقص الماء يؤثر على التمثيل الضوئي للورقة و / او النقل . وكذلك يوجد نمط مشابهة للحنطة وهو نوع اخر محدود النمو (شكل ٤ ـ ١٨) .

وقد لا يؤثر نقص الماء الشديد لفترة قصيرة نسبياً على حاصل الحبوب اذا حدث اثناء مرحلة النمو الخضري (شكل ٤ ـ ١٧ A) . اما نقص الماء الاقل شدة لفترات اطول فقد يكون له تأثير اكبر على الحاصل كما هو موضح في فول الصويا (شكل ٤ ـ ١٦) .

ان الانواع ذات النمو غير المحدود التي لها القدرة على التزهير لفترة اطول من الوقت قد لا تكون حساسة الى شد الماء كالانواع محدودة النمو (شكل ٤ ـ ١٩) . ان حدوث شد ماء شديد لفترة قصيرة خلال المراحل الاولى من التزهير في فول الصويا قد سبب نقص قليل في حاصل البذور . بالرغم من ان شد الماء سبب



شكل (٤ ـ ١٨) الانخفاض النسبي في الحاصل بسبب جهد الماء لمراحل نمو مختلفة لمحصول حبوبي نظرياً . ان التغير في الحاصل لايعني تغير كمي بل انه الى تاثير الجهد في كل مرحلة نمو
(Hanson and Nelsen 1980).



شكل (٤ ـ ١٩) جهد الجفاف بمراحل نمو مختلفة لفول الصويا وتاثير ذلك على حاصل الحبوب ,ومكوناته
.Shaw and Laing 1966

اجهاض (سقوط) الازهار . وذلك لان النبات لدية وقت اكثر لتكوين ازهار اخرى بعد ازالة شد الماء Shaw and Laing 1966 . ان الازهار المنتجة في نهاية مرحلة التزهير قد لا تكون قرنات ناضجة عند الحصاد . وكان عدد القرنات بالنبات مكون الحاصل الاكثر تأثراً بشد الماء اثناء التزهير . وتعد مرحلة تكوين ومنتصف مرحلة امتلاء البذور اكثر المراحل حساسة لشد الماء .

ان حدوث شد الماء في نهاية مرحلة تكوين القرنات يسبب سقوط القرنات وتكون قرنات ضعيفة (عدد قليل من البذور بالقرنة) وتقليل التمثيل الضوئي (تقليل وزن البذور) . ويكون التأثير الكبير في المراحل الاخيرة من امتلاء البذور على وزن البذرة . بالرغم من وجود تأثير على عدد القرنات وعدد البذور بالقرنة الا انه اقل .

يؤدي تأثير الجفاف اثناء التلقيح في المناطق التي تزرع فيها الذرة الصفراء محدودة النمو وفول الصويا غير محدودة النمو عادة الى نقص كبير في حاصل بذور الذرة الصفراء .

كفاءة استهلاك الماء Water Use Efficiency

يعرف كفاءة استهلاك الماء (WUE) في هذه المناقشة كما يلي :

كفاءة استهلاك الماء WUE = $\frac{\text{انتاج المادة الجافة (DM)}}{\text{التبخر النتح}}$

ويعبر عنها غم مادة جافة/كغم ماء اوكغم مادة جافة/(هكتار/سم)ماء او باوند مادة جافة / (ايكر / انج) ماء . لقد اجريت دراسات استهلاك الماء على نباتات في اواني على نباتات مفردة في الحقل وعلى مجتمع نباتي للمحصول . ويمكن استخدامها للحاصل الاقتصادي وللمادة الجافة الكلية . ويوجد مصطلح اخر له علاقة بكفاءة استهلاك الماء هو حاجة الماء *water requirement* وهو عكس كفاءة استهلاك الماء .

حاجة الماء = $\frac{\text{التبخر النتح}}{\text{انتاج المادة الجافة}}$

يعبر عادة عن حاجة الماء باوزان متساوية مثل غم ماء / غم مادة جافة . ان كفاءة استهلاك الماء ليست نفس مقاومة الجفاف . حيث تشير كفاءة استهلاك الماء الى الحاصل وعلاقته باستعمال المادة الجافة لانتاج الحاصل . وكان اتجاه اغلب الدراسات التي اجريت على كفاءة استهلاك الماء هو الحصول على كفاءة عالية لاستهلاك الماء وبنفس الوقت المحافظة على انتاجية عالية . في ابحاث مقاومة

الجفاف ينصب التاكيد عادة على المحافظة على بقاء النباتات حية خلال فترات الطلب الجوي العالي وانخفاض ميسورية الماء . وفي حالات عديدة تكون العلاقة بين قابلية النبات على تحمل الشد الرطوبي العالي سالبة مع الانتاجية (Reitz 1974) . ان العديد من الانواع التي تستطيع تحمل نقص الماء الشديد لا تستهلك الماء بكفاءة في غياب الشد (Levitt) . وان بعض الانواع المتاقلمة جيداً لنقص الماء الشديد تكون ذات كفاءة متوسطة في استهلاك الماء حتى في وجود الشد . وتعد النباتات العصارية احدى هذه المجاميع . وتمثل هذه النباتات الحامض الشحمي (CAM) حيث انها تغلق ثغورها اثناء النهار وتفتح اثناء الليل خلال فترات نقص الماء الشديد . ويؤدي تركيب الورقة الى فقد اقل كمية من الماء وعند غلق الثغور يقل النتح اكثر من التمثيل الضوئي وهذا ينتج بكفاءة استهلاك ماء اعلى من اغلب الانواع الاخرى (Neales 1970)

لقد ازداد حاصل البذور بدرجة كبيرة في الاربعين سنة الماضية وقد تم الحصول على هذا الحاصل بدون زيادة كبيرة في التبخر النتح الموسمي . لهذا السبب ازدادت كفاءة استهلاك الماء بجانب الزيادة في الحاصل . ان اي عوامل في ادارة المحاصيل تؤدي الى تقليل معوقات النمو بدون زيادة معنوية في التبخر النتح سوف تزيد من كفاءة استهلاك الماء . ان هذه العوامل مثل اضافة الاسمدة ومقاومة الادغال وافات المحصول الاخرى وصيانة الماء وتحسين تقنيات الحراثة ومواعيد الزراعة واستعمال اصناف المحصول المحسنة كلها ادت الى زيادة ملحوظة في الحاصل وكفاءة استهلاك الماء .

توجد اختلافات كبيرة في كفاءة استهلاك الماء بين الانواع عندما تقسم الى مجاميع حسب مسار تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون . ان كفاءة استهلاك الماء لانواع رباعية الكاربون عادة اعلى من انواع ثلاثية الكاربون
(Downes 1969; Bjorkman 1971; Brown and Simmons 1979).

وقد اوضحت البيانات الحقلية الاولية حول كفاءة استهلاك الماء عند تقسيم النباتات الى مجاميع ثلاثية ورباعية الكاربون زيادة كفاءة استهلاك الماء بمقدار الضعف في انواع رباعية الكاربون سوأ تم حسابها من نباتات الحشائش او ذات الفلقتين (جدول ٤ ـ ٢) . ويزداد الفرق بين انواع ثلاثية ورباعية الكاربون بزيادة درجة الحرارة من ٢٠ الى ٣٠ مْ (Bjorkman 1971) .

جدول (٤ ـ ٢) كفاءة استهلاك الماء (غم مادة جافة ٪ كغم ماء) لانواع ثلاثية ورباعية الكاربون

النوع	الحشائش	ذات الفلقتين
ثلاثية الكاربون	١,٤٩ غم./ كغم	١,٥٩
رباعية الكاربون	٣,١٤	٣,٤٤

ملاحظة / تمت القياسات من قبل .Shantz and Piemeisel (1927) ووضعها Downes (1969) في مجاميع انواع ثلاثية ورباعية الكاربون .

تشمل العوامل المساهمة في كفاءة استهلاك الماء العالية في انواع رباعية الكاربون على معدلات التمثيل الضوئي العالية والنمو تحت شدة إضاءة ودرجة حرارة عالية (Bjorkman 1971; Downton 1971) . ومقاومة الثغور العالية (Begg and Turner 1976)

لذا فان كفاءة استهلاك الماء العالية في انواع رباعية الكاربون هو نتيجة لمعدلات التمثيل الضوئي العالية تحت شدة اضاءة ودرجة حرارة عالية وان معدلات النتح المنخفضة تكون في ظروف اضاءة منخفضة (Downton 1971) . لذا بالامكان زيادة كفاءة استهلاك الماء وذلك بزراعة محاصيل رباعية الكاربون في مناطق او فصول تكون فيها الطاقة الشمسية عالية وزراعة محاصيل ثلاثية الكاربون في المناطق او المواسم الرطبة فقط (Begg and Turner 1976)

ان قيم كفاءة استهلاك الماء لانواع ثلاثية ورباعية الكاربون منخفضة مقارنة مع نباتات CAM . فقد اظهر احد انواع نباتات CAM وهو الاناناس (*Ananas comosus*) كفاءة استهلاك ماء مقدارها ٢٠ غم مادة جافة / كغم ماء (Joshi et al. 1965) وان استعمال انواع محاصيل ذات مسار CAM لتثبيت الكاربون محدود بسبب تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون وانخفاض الانتاجية الكلية لهذه النبات (Osmond 1978)

وفي اغلب المحاصيل يتاثر التبخر النتح الحقلي اكثر بالطلب الجوي وكمية الغطاء الارضي وميسورية الماء من نوع المحصول المعين .
ويوضح جدول (٤ ـ ٣) اختلاف المحاصيل المروية جيداً في معدل التبخر النتح اليومي وهو يتراوح من ٤.٢ الى ٥.٧ ملم / ديسميتر
(Jensen 1973) والعوامل الرئيسية المؤثرة على التبخر النتح للانواع المختلفة مع بقاء ميسورية الماء عالية هي الوقت من السنة (الطلب الجوي) ومعدل تكوين وتطور الكساء الخضري. يحسب معامل المقنن المائي consumptive use coefficient (k) كما يلي :

$$\text{معامل المقنن المائي } (k) = \frac{\text{التبخر النتح الفعلي او الحقيقي}}{\text{قدرة التبخر النتح}}$$

وهو يتراوح من ٠.٦٥ الى ٠.٨٧ ويتاثر بالدرجة الرئيسية بكمية الغطاء الارضي للكساء الخضري للمحصول المتكون خلال فترة النمو الحنطة ذات معامل مقنن مائي k قليل بسبب انها تنمو في موسم الربيع البارد نسبياً وتتكون المساحة الورقية ببطء من النمو . اما الجت وهو ذو معامل مقنن مائي عالي بسبب تكوين مساحة ورقية بسرعة في الربيع من الكاربوهيدرات الاحتياطية . وبالرغم من حصاده اثناء السنة الا انه يستعيد المساحة الورقية بسرعة من الكاربوهيدرات المخزونة في الجذر والتاج ويحافظ على غطاء ارضي اطول خلال موسم النمو .
اما الذرة البيضاء وفول الصويا فهي ذات قيمة وسطية لمعامل المقنن المائي بسبب ان هذه المحاصيل تنمو في الربيع الدافيء والصيف الا انها يكونان مساحة ورقية ببطء من البذور .

وتوضح قيم كفاءة استهلاك الماء في جدول (٤ ـ ٣) بان نباتات رباعية الكاربون ذات محاسن الا انها لسيت كبيرة كما هو موضح في جدول (٤ ـ ٢) ويشير هذا الى ان تبخر الماء من التربة والطلب الجوي خلال موسم النمو يقلل محاسن نوع على اخر في كفاءة استهلاك الماء .

وقد ادى تحسين ادارة المحاصيل وتربية النبات الى زيادة مهمة في استهلاك الماء . ان اغلب هذه الزيادة في استهلاك الماء قد اتت من الزيادة في انتاج المساحة الورقية (التي تؤدي الى زيادة النتح وتقليل التبخر من التربة وزيادة اعتراض الضوء لزيادة التمثيل الضوئي)وميسورية ماء اكثر بسبب تعمق الجذور و / او امتصاص افضل للماء وزيادة دليل الحصاد (الحاصل الاقتصادي) .

جدول (٤ ـ ٢) استهلاك الماء وانتاج المادة الجافة لسبعة انواع من المحاصيل في ظروف ري جيدة

المحصول	مسار تثبيت ثاني اوكسيد الكاربون	فترة النمو ايام	معامل[1] المقنت المائي	التبخر النتح الكامن الموسمي (ملم)	التبخر النتح الكامن المعدل اليومي (ملم)	المادة الجافة الموسمي (كغم / هكتار)	المادة الجافة المعدل اليومي (كغم / هكتار)	متطلبات الماء[2] (غم ماء/ غم مادة)	كفاءة استهلاك[3] الماء (غم مادة جافة/ كغم ماء)
الذرة الصفراء	C_4	١٣٥	٠,٧٥	٦٥٨	٤,٩	١٧٠٠٠	١٢٦	٣٨٨	٢,٥٨
الذرة البيضاء	C_4	١١٠	٠,٧٨	٥٨٣	٥,٣	١٤٠٠٠	١٣٢	٤٠٢	٢,٤٩
البطاطا	C_3	١٢٨	٠,٦٥	٥٣٢	٤,٢	١٠٠٠٠	٧٨	٥٣٢	١,٨٨
البنجر السكري	C_3	١٩٠	٠,٧٢	٨٧٦	٤,٦	١٤٠٠٠	٧٦	٦٠٦	١,٦٥
الحنطة	C_3	١١٢	٠,٦٦	٤٧٣	٤,٢	٧٧٠٠	٦٩	٦١٣	١,٦٣
فول الصويا	C_3	١١٣	٠,٧٨	٥٩٩	٥,٣	٨٥٠٠	٧٥	٧٠٤	١,٤٢
الجت	C_3	١٩٥	٠,٨٧	١١١٢	٥,٧	١١٢٠٠	٥٧	٩٩٣	١,٠١

المصدر ، Jensen 1973

ملاحظة / الظروف البيئية هي ظروف Kimberly في ولاية ايداهوا .

١ ـ معامل المقنن المائي = التبخر النتح الحقيقي / التبخر النتح الكامن (يعتمد اساساً على معدل تكوين الكساء الخضري وعلاقته بطول موسم النمو) .

٢ ـ متطلبات الماء = التبخر النتح الكامن / المادة الجافة .

٣ ـ كفاءة استهلاك الماء = المادة الجافة / التبخر النتح الكامن .

الخلاصة يكون الماء حوالي ٧٠ ــ ٨٠ ٪ من المحاصيل العشبية في مرحلة النمو الفعال . وهو ضروري لاغلب وظائف النبات . وتمتص الجذور الماء من التربة الرطبة وينتقل الى قمم النبات حيث يفقده النبات بالنتح الى الجو الجاف . لذا فان النباتات تحتاج الى مصدر مستمر للحاء لاستمرار النمو والتكوين . ويعتمد النظام المستعمل لتوضيح سلوك حركة الماء في التربة واالنباتات على جهد الماء (ψ) وهو مجموع لمكونات جهود هي : جهد الحشوة وجهد المذاب (الجهد الازموزي) وجهد الضغط (الضغط الامتلاء) وجهد الجذب الارضي .

ويكون تأثير الجهد الازموزي وضغط الامتلاء اكثر على كيفية استجابة النباتات للشد الرطوبي. ويتطلب وجود ضغط امتلاء لاستطالة الخلايا وبامكان بعض النباتات المحافظة على ضغط عالي حتى بوجود جهد ماء منخفض نسبياً . وذلك بزيادة الجهد الازموزي من خلال زيادة مستويات المذاب في الخلايا . وتسمى هذه العملية باالتعديل الازموزي . وتتأثر قدرة النبات للتعديل الازموزي كثيراً بظروف النمو البيئة .

ان كمية التبخر النتح من كساء المحصول عبارة عن دالة منحدر تدرج جهد الماء من خلال التربة الى الهواء الخارجي ومقارنة السريان خلال النبات او من اسطح التربة . ويعد الاشعاع الشمسي ودرجة الحرارة والرطوبة النسبية والرياح العوامل البيئية الرئيسية المحددة للتبخر النتح . وان غلق الثغور وعدد وحجم الثغور وكمية الورقة وصفات الورقة هي عوامل ا لنبات المؤثرة على مقاومة حركة الماء من التربة الى الهواء . وان قدرة التبخر النتح عبارة عن التبخر النتح من كساء محصول كامل ورطوبة وفيرة (خفض المقاومة الى الحد الادنى) .

وهو يشير الى التأثير البيئي على الطلب الجوي وكلاهما يتباين يومياً وموسمياً ويتم قياسه باستعمال التبخر من اناء مفتوح .

ويؤدي نقص الماء الى تقليل النمو الخضري والحاصل من خلال تقليل توسع الورقة وتمثيلها الضوئي . مسبباً خفض التمثيل الضوئي في الكساء الخضري . وتتأثر هذه الانخفاضات بدرجة الشد . ويعد وقت حدوث الشد مهم بالنسبة للحاصل كاهمية درجة الشد . ويؤدي شد الماء خلال نشوء الازهاء والتلقيح وتكوين البذور الى تقليل عدد البذور االتكونة بدرجة كبيرة واذا خفت وطاة شد الماء خلال مرحلة امتلاء الحبوب فان القدرة على انتاج حاصل البذور تكون اقل من القدرة على انتاج نواتج التمثيل الضوئي

ان كفاءة استهلاك الماء عبارة عن الحاصل المنتج بوحدة الماء المستعمل. وحيث ان حاصل المحاصيل قد ازداد بدرجة كبيرة في السنوات الاربعين الماضية مع زيادة قليلة في التبخر النتح الموسمي . فان كفاءة استهلاك الماء هذه ازدات بسبب تقليل معوقات نمو المحصول . وتعد كفاءة استهلاك الماء مهمة في المناطق التي يكون فيها الماء عاملاً معوقاً رئيسياً لحاصل نباتات المحاصيل .

References المصادر

Acevedo, E., E. Fereres, T. C. Hsiao, and D. W. Henderson. 1979. Plant Physiol. 64:476–80.
Ackerson, R. C., and D. R. Krieg. 1977. Plant Physiol. 60:850–53.
Bange, G. G. J. 1953. Acta Bot. Neerl. 2:255–97.

Begg, J. E., and N. C. Turner. 1976. Adv. Agron. 28:161–217.
Bjorkman, O. 1971. In Photosynthesis and Photorespiration, ed. M. D. Hatch et al. New York: Wiley.
Boyer, J. S. 1968. Plant Physiol. 43:1056–62.
______. 1970. Plant Physiol. 46:233–35.
Briggs, I. J., and H. L. Shantz. 1916. J. Agric. Res. 5:583–651.
Brown, R. H., and R. E. Simmons. 1979. Crop Sci. 19:375–79.
Claassen, M. M., and R. H. Shaw. 1970. Agron J. 62:652–55.
Denmead, O. T., and R. H. Shaw. 1962. Agron. J. 54:385–90.
Downes, R. W. 1969. Planta 88:261–73.
Downton, W. J. S. 1971. In Photosynthesis and Photorespiration, ed. M. D. Hatch et al. New York: Wiley.
Elston, J. A., J. Karamanos, A. H. Kassam, and R. M. Wadsworth. 1976. Philos. Trans. R. Soc. Lond. [B] 273:581–91.
Hanson, A. D., and C. E. Nelsen. 1980. In The Biology of Crop Productivity, ed. P. S. Carlson. New York: Academic Press.
Hsiao, T. C. 1973. Annu. Rev. Plant Physiol. 24:519–70.
Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres, and D. W. Henderson. 1976. Philos. Trans. R. Soc. Lond. [B] 273:479–500.
Humble, G. D., and T. C. Hsiao. 1970. Plant Physiol. 46:483–87.
Humble, G. D., and K. Raschke. 1971. Plant Physiol. 48:447–53.
Jarvis, P. G. 1975. In Heat and Mass Transfer in the Biosphere, ed. D. A. de Vries and N. H. Afgan. Washington, D.C.: Halsted.
Jensen, M. E. 1973. Consumptive Use of Water and Irrigation Water Requirements. New York: American Society of Civil Engineers.
Joshi, M. C., J. S. Boyer, and P. J. Kramer. 1965. Bot. Gaz. 126:174–79.
Kramer, P. J. 1959. Adv. Agron. 11:51–70.
Levitt, J. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses. New York: Academic Press.
McCree, K. J., and S. D. Davis. 1974. Crop Sci. 14:751–55.
Mayaki, W. C., I. D. Teare, and L. R. Stone. 1976. Crop Sci. 16:92–94.
Neales, T. F. 1970. Nature [Lond.] 228:880–82.
Osmond, C. B. 1978. Annu. Rev. Plant Physiol. 29:379–414.
Reitz, L. P. 1974. Agric. Meteorol. 14:3–11.
Shantz, H. L., and L. N. Piemeisel. 1927. J. Agric. Res. [Washington, D.C.] 34:1093–1190.
Shaw, R. H., and D. R. Laing. 1966. In Plant Environment and Efficient Water Use, ed. W. H. Pierre et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy.
Slatyer, R. O. 1967. Plant-Water Relationships. London: Academic Press.
Stern, W. R. 1965. Aust. J. Agric. Res. 16:921–27.
Stewart, C. R. 1982. In Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants, ed. L. G. Paleg and D. Aspinall. New York: Academic Press.
Sung, F. J. M., and D. R. Krieg. 1979. Plant Physiol. 64:852–56.
Tal, M., and D. Imber. 1971. Plant Physiol. 47:849–50.
Verasan, V., and R. E. Phillips. 1978. Agron. J. 70:613–18.
Watts, W. R. 1974. J. Exp. Bot. 25:1085–96.



التغذية المعدنية Mineral Nutrition

ادى التقدم العلمي في تغذية النبات والتسمد الى احداث ثورة في انتاج المحاصيل . ان حوالي ٥٠ ٪ من الحاصل العالي للذرة الصفراء ومحاصيل الحبوب الاخرى يعود الى استخدام الاسمدة التجارية . هذا علاوة الى تحسين النوعية والقيمة الغذائية . ان سبب انخفاض الحاصل في العديد من الدول يعود اساسا الى قلة العناصر الغذائية .

لقد بدأ علم تغذية النبات قبل حوالي ١٥٠ سنة وذلك منذ العمل التقليدي الذي قام به كل من Liebig و Lawes و Gilbert و de Saussure و Boussingault واخرون . ومن المحتمل بقاء تلك النظريات التي وضعوها احدى الامال لحل مشكلة الغذاء في العالم .

النباتات الراقية احياء فريدة في كونها تستطيع تمثيل جميع المركبات التي تحتاجها . وهذه تشمل على الاحماض الامينية والهرمونات والفيتامينات عندما يتوفر لها ١٣ حامضاً امينياً اساسياً مع ثاني اوكسيد الكاربون والماء . تعد النباتات ذاتية التغذية *autotrophic* اي انها تستطيع تمثيل جميع مكونات النمو الضرورية من العناصر الاساسية . كما وتعتبر النباتات الخضراء *photolithotrophic* وهذا يعني بأن المكونات الضرورية للنمو تتمثل بوجود الضوء من العناصر غير العضوية او التربة .

العناصر الاساسية Essential Elements

لقد تم تشخيص ستة عشر عنصراً اساسياً لجميع نباتات المحاصيل (جدول ٥ ـ ١). هذا وان الصوديوم (Na) والسيليكون (Si) والكوبلت (Co) ضرورية ايضاً لبعض النباتات (Epstein 1972). وفي سنة ١٩٣٩ اعتبر عنصر المولبيدينم (Mo) عنصر اساسي بعد ايجاد تقنية كفوءة في تقليل تركيزه في المحصلول الغذائي الى اقل من ١٠ جزء بالمليون. وهي حالة ظهور علامات النقص (Arnon and Stout 1939). هذا وقد تظهر في المستقبل تقنيات اخرى اكثر دقة يتم فيها إكتشاف عناصر ضرورية اخرى لنمو النبات.

يوجد مقياسان، يستخدمان لتحديد اهمية العنصر للنبات. هذا وان لكل منهما بعض المحاسن والمساوىء.

١ ـ يعتبر العنصر ضرورياً للنبات اذا فشل النبات في نموه ولم يستطيع اكمال دورة حياته في وسط غذائي ينقصه ذلك العنصر. مقارنة مع النمو الطبيعي والتكاثر في وسط يحتوي على ذلك العنصر. هذا ولا يعد التاثير غير المباشر او الثانوي تاهيلاً للعنصر بان يكون عنصراً ضرورياً.

٢ ـ يعتبر العنصر ضرورياً للنبات اذا وجد بأنه يدخل في تركيب المركبات الضرورية للعمليات الحيوية للنبات. مثل الكبريت (S) الذي يدخل في تكوين الحامض الاميني الميثايونين methionine.

لقد تم تحديد ضرورية العناصر باستخدام تقنيات المحاليل الغذائية hydroponics وذلك بسبب سهولة سحب او ازالة العنصر باستخدام املاح كيمياوية نقية وماء مقطر. هذا وان تحديد ضرورية العنصر اسهل بكثير من تحديد عدم ضروريته وذلك لان حساسية الطريقة المستخدمة غير كفوءة للدرجة التي تظهر بان العنصر غير ضروري للنبات.

متطلبات العناصر الاخرى

ان بعض العناصر المعدنية ضرورية فقط لبعض الانواع. وتتطلب الاشكال الاقل تطوراً من المملكة النباتية عناصراً اقل من النباتات الراقية.

جدول (٥ ـ ١) تركيز العناصر الغذائية) في المادة النباتية بمستويات تعتبر ملائمة لنمو النبات .

العنصر	الوزن الذري	التركيز في المادة مايكرومول / غم	الجافة الكلية جزء بالمليون	العدد النسبي للذرات بالنسبة للموليبدنيم
الموليبدينم	٩٥,٩٥	٠,٠٠١	٠,١	١
النحاس	٦٣,٥٤	٠,١٠	٦	١٠٠
الزنك	٦٥,٣٨	٠,٣٠	٢٠	٣٠٠
المنغنيز	٥٤,٩٤	١,٠	٥٠	١٠٠٠
الحديد	٥٥,٨٥	٢,٠	١٠٠	٢٠٠٠
البورون	١٠,٨٢	٢,٠	٢٠	٢٠٠٠
الكلور	٣٥,٤٨	٣,٠	١٠٠	٣٠٠٠
			(٪)	
الكبريت	٣٢,٠٧	٣٠	٠,١	٣٠٠٠٠
الفسفور	٣٠,٩٨	٦٠	٠,٢	٦٠٠٠٠
المغنيسيوم	٢٤,٣٢	٨٠	٠,٢	٨٠٠٠٠
الكالسيوم	٤٠,٠٨	١٢٥	٠,٥	١٢٥٠٠٠
البوتاسيوم	٣٩,١٠	٢٥٠	١,٠	٢٥٠٠٠٠
النتروجين	١٤,٠١	١٠٠٠	١,٥	١٠٠٠٠٠٠
الاوكسجين	١٦٠٠	٣٠٠٠٠	٤٥	٣٠٠٠٠٠٠٠
الكاربون	١٢,٠١	٣٥٠٠٠	٤٥	٣٥٠٠٠٠٠٠
الهيدروجين	١,٠١	٦٠٠٠٠	٦	٦٠٠٠٠٠٠٠

المصدر Bonner and Varner 1965

ويعد السيليكون عنصر ضروري للرز وذلك استناداً للملاحظات التي تدل على ان نمو الرز يكون غير طبيعي بدونه في الوسط الغذائي (Yoshida et al. 1959; Okuda and Takahashi 1964) . كما وجد بان السليكون ضروري للقصب السكري وذلك بسبب استجابة حاصل القصب السكري لاضافة السيليكون الى الترب المكية (تربة نبيثة muck soil) . حيث ادت اضافة ١٥ طن / هكتار من مواد السليكا الى زيادة حاصل القصب وحاصل السكر بحوالي ٧٠ ٪ في المحصول الجديد و ١٢٥ ٪ بمحول الراتون (Elawad et al. 1982) . هذا ولا يعتبر السيليكون ضرورياً للذرة الصفراء واعداد اخرى من العائلة النجيلية بالرغم من اية تراكم بكميات كبيرة تصل الى ١ ــ ٤ ٪ من المادة الجافة الكلية (Salisbury and Ross 1978) .

ويتطلب نبات الـ *Halogeton* وهو دغل ينمو في الترب الملحية على مساحة تقدر ... . ٥ هكتار في الولايات الغربية الصوديوم كعنصر من العناصر الصغرى microelement (Williams 1960) ,وكذلك الـ *Atriplex vesicera* وهو نبات علفي يتواجد في استراليا (Brownell 1965) . وفي البنجر السكري والقطن يحل الصوديوم بدل اغلب احتياجات البوتاسيوم وذلك بسبب دوره في توازن الايون (Gauch 1972) . هذا ويعد الصوديوم عنصر رئيسي لمتطلبات الحيوانات .

ان بعض انواع النباتات المتاقلمة للترب ذات المحتوى العالي من السيلينوم (Se) تحتاج اليه كعنصر في تغذيتها اضافة الى تحملها له .

وتحتاج الاحياء المثبتة للنبايتروجين التكاملية والحرة الى عنصر الكوبلت Co (Gauch 1972) . ويبدو واضحاً بأن هذه الاشكال النباتية الواطئة تتطلب الكوبلت لتكوين فيتامين B_{12} كما هو الحال في الحيوانات (Salisbury and Ross 1978) .

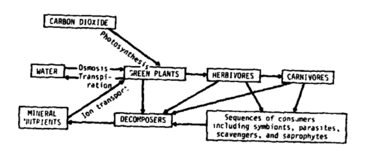
وتختلف متطلبات النباتات الواطئة الى العناصر من حيث الكمية والنوعية عن متطلبات النباتات العليا . على سبيل المثال ، يعتبر الكالسيوم (Ca) والمغنيسيوم (Mg) من العناصر الصغرى بالنسبة للفطريات وعناصر كبرى (رئيسية) بالنسبة للنباتات الراقية . هذا ولاتحتاج الفطريات والبكتريا الى عنصر البورون .

مصادر عناصر النبات

تعد المركبات الطبيعية العضوية وغير العضوية المصادر الرئيسية لعناصر النبات في الزراعة والنظام البيئي ecosystems الطبيعي . ويعد اضافة الاسمدة التجارية للخصوبة الطبيعية من تطبيقات الزراعة الحديثة . الا ان قسماً من المجتمع الحديث يرفض هذا المفهوم مدعين بان الاسمدة التجارية تحوي على مواد كيمياوية سامة مضرة للانسان والحيوان والبيئة لذا فان العناصر الغذائية يجب ان تاتي من مركبات طبيعية او عضوية . وان الحقيقية القائلة بان العناصر تدخل الى النبات كايون سوأ كان مصدرها عضوي مثل السماد الحيواني او غير عضوي كالاسمدة التجارية قدادت الى اهمال تلك الاراء . ان الفلسفة المتعصبة لاستخدام السماد العضوي للنباتات يهمل حقيقة ان النباتات الراقية ذاتية التغذية autotrophic لاتتطلب الى اية مواد عضوية اضافية .

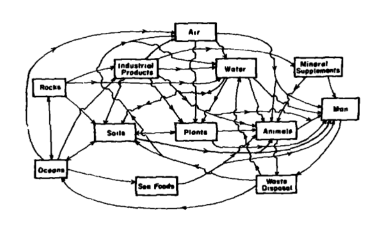
تأتي جميع العناصر الكيمياوية الموجودة في النبات من التربة والماء والجو والتي يطلق عليها جميعاً المحيط الحيوي ***biosphere*** ان اكثر من ٧٥ ٪ من الشكل الصلب (التربة) يتكون من السيليكون Si والاوكسجين (O) والالمنيوم (Al) وهي عناصر غير غذائية للنبات . يشكل النايتروجيني ٧٩ ٪ من الهواء الجوي الذي هو المصدر الرئيسي للكاربون (C) كثاني اوكسيد الكاربون بالرغم ان تركيزه حوالي ٠.٠٣٤ ٪ فقط يحوي ماء محلول التربة على ايونات موجبة cations وايونات سالبة anions بتراكيز تختلف حسب مواصفات نوع التربة ، وعموما تكون ذات تراكيز قليلة جدا . الا ان الترب الملحية تحوي على مستوى عالي من الصوديوم والكاربونات والكلور .

ان العناصر في النظام البايولوجي تعاد باستمرار بوساطة الدورات في الطبيعة والا فانها تفقد نهائيا . آن حركة العناصر طريق ذو ممرين ، المغذيات تدخل كعنصر او ايونات ثم تعاد الى البيئة كعناصر عن طريقة التحلل او التفسخ بالاحياء المجهرية (شكل ٥ ــ ١) . وقد يترسب الكاربون والفسفور كمركبات بحرية لكاربونات الكالسيوم والمغنيسيوم او الفوسفات وبذا تفقد من الدورة . ففي ولاية فلوردا تستخرج المواد الفوسفاتية التي قد ترسبت عبر ملايين السنين . وحديثا بداء تركيز ثاني اوكسيدالكاربون يزداد بالجوء بمعدل ٢ جزء بالمليون سنوياً وذلك نتيجة لحرق وقود المتحجرات. ان تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في الهواء الان حوالي ٣٤٠



شكل (٥ ـ ١) مسارالعناصر الغذائية فيالمحيطالحيوي، اعادة الكاربون الى مجمع ثاني اوكسيد الكاربون الحر من التنفس وحرق المواد العضوية .
ان اطلاق الاوكسجين في عملية التمثيل الضوئي وامتصاصه في التنفس الهوائي غير مشمول في المخطط,Epstein 1972

جزء بالمليون وهذا يعتمد على القرب من مراكز التصنيع مقارنة مع ٢٩٠ جزء بالمليون قبل ابتداء الصناعة الحديثة . وتعتبر فظلات المدن والصناعة غنية بالعناصر في الهواء والماء .. كما تساهم فظلات الانسان والصناعة كثيراً في اعادة دورة العناصر الصغرى شكل (٥ ـ ٢) . وعادة يمنع استخدام فظلات المجاري على الاراضي الزراعية وذلك بسبب احتوائها العالي من العناصر الثقيلة مثل الرصاص (Pb) والكاديمنم ,Cd) ،الزنك (Zn) والنيكل (Ni) والمنغنيز (Mn) والتي يمكن ان تتراكم بمستويات سامة في النباتات ولمستهلكي منتجات النباتات .

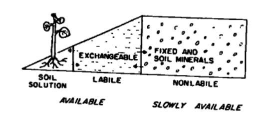


شكل (٥ ـ ٢) دورة العناصر الثانوية في البيئة Allaway, [1968]

عناصر التربة

تعبر التربة بصورة عامة انعكاسا لاصل التربة او نوعها . وهي ناتجة من تجوية العناصر غير العضوية (المادة الام *parent material*) والتحلل الحيوي للمادة العضوية .

وقد تختلف التربة عالميا او محليا او حتى في مناطق صغيرة كالالواح التجريبية من الناحية المورفولوجية والفيزياوية والكيمياوية والحيوية وحتى في قدرتها على تجهيز العناصر . على سبيل المثال . تكون التربة ذات المحتوى العالي من طين مونتموريلونايت montmorillonitic و / او المادة العضوية ذات سعة تبادلية عالية للايونات الموجبة (CEC) مقداره ٢٥ ملغم / ١٠٠٠ غم . ان هذه الترب تحمل كميات كبيرة من العناصر كايونات متبادلة والتي تكون جاهزة جزئيا لنمو النبات (شكل ٥ ـ ٣) . الترب الرملية مثل تلك الترب الموجودة في ولاية فلوردا ذات CEC ٥ ملغم / ١٠٠ غم او اقل وبذلك تكون ذات قدرة منخفضة لتبادل وتجهيز العناصر الغذائية . تتكون ترب الموليسولز Mollisols في مناطق ذات غطاء خضري حشيشي كثيف . كما هو الحال في منطقة حزام الذرة الصفراء في الولايات المتحدة ولذا فهي ذات محتوى عالي من المادة العضوية والـ CEC والكثير من العناصر الغذائية . وعادة تكون هذه الترب ذات محتوى عالي من البوتاسيوم (K) والكالسيوم Ca والمنغنيسيوم Mg (تشبع قاعدي عالي) وهي من بين اخصب الترب في العالم .



شكل (٥ ـ ٣) مخطط يمثل جاهزية عناصر النبات في التربة . التركيز في محلول التربة قليل الا أنه في حالة توازن مع الاجزاء الاخرى لذلك فهو يتجدد بأستمرار

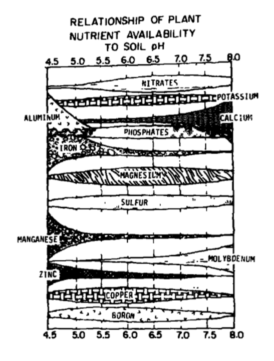
ان ترب الاتيرايت Laterite التي تشمل على (Oxisols و Ultisols و Alfisols) الموجودة في المناطق الاستوائية في افريقيا وامريكا الجنوبية وجنوب شرقي اسيا تكون حامضية او مشبعة بالالمنيوم وعادة ذات قدرة عالية اعتيادية على تثبيت الفسفور P بسبب المستويات العالية لايونات الحديد (Fe) الذائبة والمنغنيز (Mn) والالمنيوم وكما يلي :

$$Fe^{3+} \text{ or } Al^{3+} + H_2O + H_2PO_4^- \longrightarrow Al(H_2O)_3(OH)_2H_2PO_4$$

وقد يكون الالمنيوم الذائب سام للنباتات وهي مشكلة شائعة في هذه الترب (Arnon 1974) وعادة تكون الترب الصحراوية قاعدية وذات محتوى عالي من الكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم . وقد تحوي هذه الترب على كميات سامة من عناصر الصوديوم والكلور والكبريت والكاربونات .

جاهزية العناصر Nutrient Availability

تكون عادة جاهزية العناصر اكثر من الكمية المطلقة وهي تحدد حالة العناصر الجاهزة للنبات . تعد حموضة التربة pH العامل الرئيسي الذي يؤثر على ذوبان العناصر وبالتالي جاهزيتها للنبات (شكل ٥ ـ ٤) . ان اغلب العناصر تكون جاهزة بين pH (٦ ـ ٧) (Truog 1961) . ويعد الكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم والموليبدنيم اكثر جاهزية في الترب القاعدية . اما الزنك والمنغنيز والبورون B فهي اقل جاهزية . وقد تكون عناصر الحديد والمنغنيز والالمنيوم ذائبة الى حد السمية في الترب ذات الحموضة العالية (جدول ٥ ـ ٢) . وقد يؤدي التسميد العالي بالنتروجين وهو شائع في محاصيل الحبوب كالذرة الصفراء والحنطة الى زيادة الحموضة وسمية الالمنيوم وانخفاض التشبع القاعدي ونقص عناصر الكالسيوم والبوتاسيوم والمنغنيسيوم . هذا وتعتبر نترجة الاسمدة النايتروجينية السبب الرئيسي لحموضة الترب الزراعية (Pierre et al. 1970) . ويكون عادة نقص الكالسيوم والمنغنيسوم والبوتاسيوم مرتبط مع استخدام مستويات عالية من الاسمدة النايتروجينية .



شكل (٥ ـ ٤) تأثير حموضة التربة على جاهزية العناصر الغذائية . في الـ pH المنخفض تتواجد كمية سامة من الحديد والمنغنيز والالمنيوم . الا أن الفسفور يكون غير جاهز بسبب تحول مركبات معقدة باتحاد الفوسفات مع الحديد والالمنيوم . وفي مستويات الـ pH العالي يتفاعل الفسفور مع الكالسيوم ويصبح غير ذائب .

يعد تثبيت العناصر بالاحياء المجهرية احد العوامل الرئيسية المسببة الى عدم جاهزيتها . حيث ان تثبيت النايتروجين بالاحياء المجهرية نتيجة شائعة لاضافة كميات كبيرة من المخلفات التي يكون فيها نسبة الكاربون الى النايتروجين عالية (مثل سيقان الذرة الصفراء او النشارة) . وقد تثبت عناصر اخرى بالاحياء المجهرية بصورة مشابهة مثل تثبيت النحاس في الترب العضوية . هذا ويؤدي تعقيم التربة الى قتل الاحياء المجهرية وبدوره يحرر العناصر الصغرى مثل المنغنيز الى حد السمية .

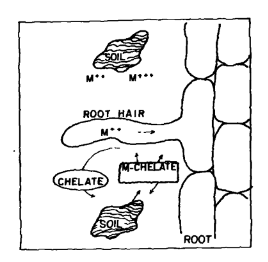
جدول (٥ ـ ٢) تقسيم النباتات حسب حساسيتها لحموضة التربة pH

٤,٥	٥,٥ ـ ٦,٥	٦,٥ ـ ٧,٥
	حموضة التربة	
azalea	الشعير	الجت
حشيش بنت bent	الفاصوليا	التفاح
blueberry		
cranberry	الجزر	البنجر السكري
dandelion	الذرة الصفراء	البروكلي
الفيسكو	الفيسكو	اللهانة
البطاطا	الشوفان	القرنابيط
حشيش بوفرتي	البزاليا	
red top	الشليم	الكرفس
rhubarb	الشليم	فول الصويا
sorrel		النفل الحلو
	التيموثي	
البطاطا الحلوة	التبغ	
	الطماطة	
	الحنطة	

ملاحظة / التربة الحامضية (من مناطق رطبة) = ٤ ـ ٦ . تربة معتدلة = ٧ . ترب قلوية (من مناطق جافة = ٨ ـ ١٠) .

وقد تكون احيانا العناصر الصغرى غير جاهزة بكميات كافية للنمو الطبيعي للنبات بسبب حموضة التربة غير المناسبة او لاسباب اخرى . ويسبب تحول بعض العناصر كالحديد والمنغنيز الى املاح ذائبة في التربة وان الطريقة الشائعة لاضافة هذه العناصر هي الرش الورقي . وتشمل الطرق الحديثة سواء الى التربة او الرش الورقي على استعمال المواد الكلابية (مركبات عضوية تحوي على عناصر صغرى) . ويعد حامض الـ Ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA) أحد المركبات الكلابية الشائعة الاستعمال للحديد والزنك وعناصر صغرى اخرى . اما في الترب الملحية فان حامض ethylenediaminedi-o-

(EDDHA) hydroxyphenylacetic مفضلا على EDTA لانه متفوق عليه . على سبيل المثال ، يعتبر مركب Zn-EDDHA او FE-(EDDHA) اقل تفاعلا مع كالسيوم التربة . كما وان العناصر الصغرى تعد من المواد الكلابية الموجودة بصورة طبيعية في التربة ومع الجزيئات العضوية في النبات تصبح ذات قابلية وذوبان وجاهزية عالية (شكل ٥ ـ ٥) .على سبيل المثال يعتبر الكلورفيل مـادة كـلابية للمغنيسيوم Mg-chelate والهيموكلوبين وسايتوكروم C مواد كلابية للحديد Fe-chelates



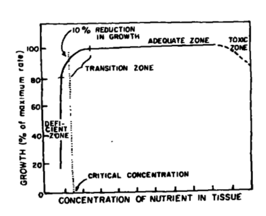
شكل (٥ ـ ٥) حركة وانتقال الايونات المعدنية في التربة (M) بواسطة المواد الكلابية chelates Mengel and Kirkby 1979)

المتطلبات الكمية Quantitative Requirements

هناك اختلافات كبيرة في كمية العناصر الاساسية المختلفة لاجل النمو الطبيعي للنبات . وتعتمد الكميات المطلوبة على المحصول ومستوى الحاصل والعنصر المعين . على سبيل المثال ، يتطلب الهيدروجين بمقدار ٦٠ مليون مرة مقارنة مع الموليبدنيم على اساس الوزن (جدول ٥ ـ ١) . أما على أساس المول mole فبمقدار ٦٠ الف مرة . تتطلب المحاصيل الكاربون والهيدروجين والاوكسجين بالاطنان للهكتار الواحد بينما تحتاج الى النايتروجين والفسفور والبوتاسيوم والكبريت والكالسيوم والمغنيسيوم بعشرات الى مئات الكيلو غرامات بالهكتار الواحد . والعناصر الصغرى

بالغرامات للهكتار الواحد . ونظراً للمتطلبات القليلة فان التسميد بالعناصر الصغرى غير ضروري عادة لاغلب الاراضي المزروعة بالمحاصيل الا انها شائعة الاستخدام في الترب النبيثة muck soils وترب marine .

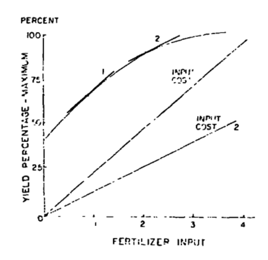
يمكن توضيح حالة العناصر في انسجة النبات والمطابقة لنموه (شكل ٥ ـ ٦) كما يلي ١ ـ النقص ٢ ـ الانتقال ٣ ـ الاكتفاء ٤ ـ السمية . يعرف تركيز النسيج الحرج critical tissue concentration بأنه ذلك التركيز الذي يكون مباشرة اقل من المستوى الذي يعطي نمو مثالي . أما تركيز مستوى الانسجة الادنى فهو ذلك التركيز الذي يعطيً نمو مقارب للحد الاعلى (Epstein 1972) . وتعد هذه الظاهرة الاساس لاختيار حالة العناصر في الانسجة كدليل لعمل توصيات السماد . لقد حدد المستوى الحرج للعناصر الاساسية لمحاصيل عديدة الا ان القيم المطلقة يجب اعتبارها كدليل فقط بسبب أن العوامل الوراثية والبيئية وطرق اخذ العينات تغير هذا المستوى . ففي منطقة النقص يؤدي اضافة زيادة من العنصر الى زيادة انتاج المادة الجافة . بينما تؤدي زيادة العنصر في منطقة الاكتفاء الى زيادة محتوى العنصر في انسجة النبات وزيادة قليلة أو معدومة في الحاصل . ويطلق على هذا الجزء من استجابة المنحني بالاستهلاك الترفي luxury consumption . أما في منطقة الانتقال فان زيادة العنصر تؤدي الى زيادة كل من الحاصل وتركيز العنصر في انسجة النبات .



شكل (٥ ـ ٦) استجابة النمو وعلاقته بتركيز العناصر في انسجة النبات
Epstein 1972,

ينتج من التسميد بعض العناصر مثل البوتاسيوم استهلاك ترفي اكثر من التسميد بعناصر اخرى مثل الفسفور . تختلف الانواع بامتصاص البوتاسيوم فتعتبر الحشائش وبعض الانواع الخشبية ذات استهلاك ترفي للبوتاسيوم . بينما البقوليات ليست كذلك . وقد يكون التسميد الى نقطة الاستهلاك الترفي غير اقتصادي من الناحية الانتاجية . ومع ذلك فقد يكون التسميد بمستوى عالي من البوتاسيوم مرغوبا به اذا كان المطلوب التخلص من الاضرار الناجمة من مستويات الصوديوم .

يتبع استجابة الحاصل للاسمدة المضافة قانون تناقص الغلة . ان اضافة وحدة من السماد تؤدي الى زيادة صغيرة في الحاصل الى ان يصل في النهاية الى حالة مشابهة لمنحنى **asymptotic** . الفائدة الاقتصادية للتسميد عبارة عن دالة استجابة الحاصل وعلاقتها بكلفة السماد (شكل ٥ ـ ٧) . في الحالة الثانية من هذا المثال تأتي اكبر العوائد بوحدة المساحة من مضاعفة كمية السماد المضاف عند قياسه بالزيادة في الحاصل وعلاقتها بالكلفة المنخفضة للسماد .

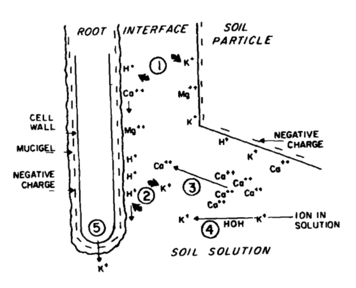


(٥ ـ ٧) معدل السماد المضاف الاكثر ربما نسبة الى كلفة السماد . أن معدل السماد في الحالة (2) ضعف المعدل في الحالة (1) . واعطت أعلى مردود كما هو مشار في منحنى استجابة الحاصل والموازي الى خط الكلفة .

امتصاص العناصر Nutrient Uptake

ان القرب الكيمياوي او الفيزياوي من الجذور ضروري لامتصاص العناصر. ويحصل الانتقال بين الجذور وايونات العناصر بالطرق التالية :

١ ـ التبادل بالتلامس .
٢ ـ تبادل ايونات التربة مع ايون الهيدروجين H في mucigel
٣ ـ انتشار الايونات استجابة الى منحدر تدرج كيمياوي .
٤ ـ انتقال كتلة الايونات الى الجذور استجابة الى منحدر تدرج الرطوبة أو الماء .
٥ ـ انتشار الجذور في منطقة مصدر الايونات (شكل ٥ ـ ٨) .



شكل (٥ ـ ٨) امتصاص العناصر . ١ ـ تبادل الايونات بالتماس بين H على الجذر و K على جزئيات التربة ٢ ـ التبادل بين H على الجذر و K في محلول التربة . ٣ ـ انتشار ايون الكالسيوم من منطقة التركيز العالي الى منطقة التركيز الواطيء . ٤ ـ تدفق كتلة ايون البوتاسيوم في الماء باتجاه الجذور ٥ ـ انتشار الجذور الى المنطقة الحاوية على الايونات .

يؤدي توسع الجذور الى تكوين انسجة امتصاص جديدة وخاصة في منطقة الشعيرات الجذرية في وسط جديد من التربة مشجعاً بذلك فرصة امتصاص الايونات . لقد وجد (1979) Aboulroos and Nielsen بان التسميد بالفسفور يزيد الحاصل وامتصاص الفسفور ويؤدي الى زيادة كبيرة في طول الجذور وشعيراته وكثافته . وقد تكون زيادة وامتصاص الفسفور ناتجة من التركيز العالي للفسفور في

الوسط او من زيادة توسع الجذور أو على الارجح من كليهما . على اية حالة يجب ان تعترض الجذور العناصر الغذائية بطريقة أو اكثر من الطرق الانفة الذكر .

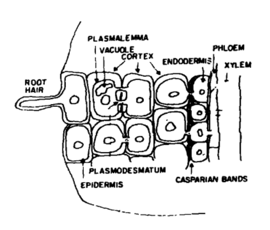
تختلف اهمية الجذور في امتصاص العناصر الغذائية نسبيا (Barber and Olson 1968) وذلك تبعا للعنصر الممتص . الا ان حركة الكتلة (انتقال مع الماء) تعد الطريقة الرئيسية في امتصاص اغلب العناصر (جدول ٥ ـ ٣) . ومع ذلك يعتبر الانتشار الكيمياوي الطريقة الرئيسية لامتصاص البوتاسيوم في ترب الـ .Mollisol لهذه الدراسة . يكون امتصاص البوتاسيوم بطريقة حركة الكتلة سائدأ في ترب Spodosols, والـ Entisols, والـ Ultisols الخشنة النسجة مقارنة مع Mollisol . ومن الملاحظ ان مساهمة العناصر من توسع الجذور قليل نسبيا لجميع العناصر ما عدا الكالسيوم الذي يعتبر غير قابل للانتقال في النبات . وحيث ان طرق التأهيل والقياس الدقيقة صعبة مع الجذور الصغيرة وخاصة الشعيرات الجذرية . لذا فان المساهمة التي يقوم بها توسع الجذور قد لاتقدر بصورة صحيحة .

جدول (٥ ـ ٣) الاهمية النسبية لاعتراض الجذور وتدفق الكتلة والانتشار في تجهيز الذرة الصفراء بمتطلبات العناصر التي تحتاجها من تربة مزيجية غرينية خصبة نموذجية .

العنصر	الكمية المطلوبة لانتاج حاصل ٩٥٠٠ كغم / هكتار	تقدير الكمية المجهزة بواسطة: اعتراض الجذور (كغم / هكتار)	تدفق الكتلة (كغم / هكتار)	الانتشار (كغم / هكتار)
النتروجين	١٨٧	٢	١٨٥	صفر
الفسفور	٣٨	١	٢	٣٠
البوتاسيوم	١٩٢	٤	٣٨	١٥٠
الكالسيوم	٣٨	٦٦	١٦٥	صفر
المغنيسيوم	٤٤	١٦	١١٠	صفر
الكبريت	٢٢	١	٢١	صفر
النحاس	٠,١	٠,٠١	٠,٤	صفر
الزنك	٠,٣	٠,١	٠,١	٠,١
البورون	٠,٢	٠,٠٢	٠,٧	صفر
الحديد	١,٩	٠,٢	١,٠	٠,٧
المنغنيز	٠,٣	٠,١	٠,٤	صفر
الموليبدينم	٠,٠١	٠,٠٠١	٠,٠٢	صفر

المصدر

الطرق المذكورة مسبقا تفرض بان حركة الجذور الى العناصر شرط ضروري للامتصاص . هذا وان عملية الامتصاص قد تكون حيوية ***active*** وتتطلب طاقة تنفسية وحيوهوائية **aerobiosis** أو امتصاص غير حيوي **passive** . وفي الامتصاص الحيوي تنتقل الايونات عبر الاغشية السايتوبلازمية ***plasmalemma*** باستخدام الطاقة من اواصر الفوسفات عالية الطاقة (مثل **ATP**) المتولدة في عملية التنفس (مضخة الايون) (شكل ٥ ـ ٩) . وبدون وجود مثبطات لامتصاص



شكل (٥ ـ ٩) مقطع لجذر ذات الفلقتين . تمثل المنطقة اتصال الخيوط البلازمية بين الخلايا الحية (symplasm) والنقل النشط (الفعال) . اما المناطق غير المنقطة وهي جدران الخلايا والفراغات الداخلية وعناصر الخشب فتمثل الفراغ الحر(apoplasm) والتي يحصل فيها الانتقال غير النشط (غير الفعال) .

الايون فان تركيز الصوديوم والبوتاسيوم داخل الخلايا يكون اضعاف التركيز خـارج الخلايـا(**Hoagland 1944**) . يـكون الانتقال الحيـوي بين الخلايـا عن طريق الاتصالات الحية للانسجة ***piasmodesmata*** (**Haynes 1980**) . لذا فان الانتقال بين الخلايا قد يكون حيوي . وتعد الفجوة **vacuole** المخزن الاحتياطي للماء والايونات داخل الخلية ويعمل على استقرار التوازن بين التجهيز والطلب .

ان اهمية معدل التنفس العالي للامتصاص الحيوي موضح في جدول (٥ ـ ٤) . هذا وبعد حصول بعض الامتصاص الاولي تثبيط درجات الحرارة المنخفضة امتصاص العناصر كما هو الحال في الظروف اللاهوائية .

جدول (٥ ـ ٤) تأثير درجة الحرارة والهواء على امتصاص البوتاسيوم من محلول العناصر .

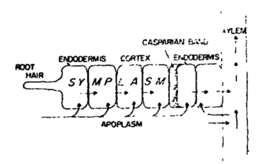
المعاملة	تركيز البوتاسيوم في العنصر الخلوي (مليمكافي / لتر)
درجة حرارة المحلول (م°)	١٠
صفر	٥٠
٨	٨٥
٣٠	
تهوية لمدة ٢٤ ساعة	
هواء	٩٠
نتروجين	٢٥

المصدر Hoagland 1944

ان لاشعة الشمس ومعدلات التمثيل الضوئي اهمية كبيرة في امتصاص الايونات . وكان نمو الجذور بعد تظليل نباتات الطماطة والشعير والحنطة اولى العمليات الايضية التي تأثرت (Crapo and Ketellapper 1981) . وقد انخفض امتصاص البوتاسيوم كثيراً أو التنفس بدرجة معتدلة . هذا ويبدو ان انتشار الجذور يتأثر اكثر بظروف الحيولاهوائية anaerobiosis من امتصاص العناصر .

الامتصاص غير الحيوي *Passive absorption* عملية فيزياوية مناظرة لامتصاص الماء بوساطة قطعة اسفنج . حيث تنتقل الايونات مع الماء بدون اشتراك أية عمليات ايضية . تتكون القدرة الكلية للامتصاص غير الحيوي من مكونين ((Epstein 1972)) . = (١) الفضاء الخارجي **outer space** ويعرف بانه الفراغات البيئية كما انها تشمل على اية انسجة غير حية تمثل جدران الخلايا (شكل ٥ ـ ٩) . (٢) فضاء دونان الحر **Donnan** ***free space*** ويعرف بشكل عام بانه سعة تبادل الايونات CEC لاجزاء الخلية المعرضة للايونات في الماء في الفضاء الخارجي ويستخدم تعبير الفضاء الظاهري الحر *apparent free space* أو الفضاء الحر *free space* ليشمل على الفضائين .

تنتقل العناصر ذات التركيز العالي بسرعة في الفضاء الحر (*apoplasm*) ثم تعبر خلال القشرة الداخلية endodermis وتدخل الى سريان النتح في الخشب (شكل ٥ ـ ٩) . تعتبر القشرة الداخلية حاجز مانع للانتقال السالب في الفضاء الحر بسبب وجود شريط كاسبر **casparian strip** والترسبات الفلينية والسوبرين في القشرة الداخلية مما تؤدي الى منع نفاذية حركة الماء والعناصر بحرية ويبدو بان الانتقال خلال القشرة الداخلية فعال (حيوي) في الانسجة الحيّة symplasm كما هو موضح في النموذج الذي اعده Haynes (شكل ٥ ـ ١٠) . ومن المحتمل ان تحصل بعض المعوقات بسبب ضرورة اعادة مرور جميع المواد المنتقلة خلال الخيوط البلازمية في القشرة الداخلية في الانسجة الحية الا ان طبيعة هذه العملية لاتزال غير واضحة لحد الان .



كل (٥ ـ ١٠) نظام انتقال العناصر الحيوي وغير الحيوي عبر الجذور الفتية . لاحظ شريط كاسبر في القشرة الداخلية يظهر بانه يمنع الحركة المباشرة الى الخشب .

توثر سعة تبادل الايون الموجب CEC للجذر على امتصاص العناصر (1980 Haynes) . التي تختلف باختلاف الانواع والصنف ومرحلة النمو (Ram 1980) . يحصل تبادل بين العناصر او الايونات الموجودة على سطوح الجذور الحديثة والعناصر الموجودة على سطوح غرويات التربة (شكل ٥ ـ ٨) . وتسمى هذه العملية تبادل الايونات بالتماس *contact exchange* .

توجد نظريتان تفسر ان انتقال الايونات عبر الانسجة البروتينية (Mengel and Kirkby 1979):

١ ـ نظرية الحامل carrier-ion تنص هذه النظرية بان جزيئات الاغشية البلازمية تحوي على مواقع ربط متخصصة لبعض الايونات والتي تسبب الانتخابية selectivity . يتكون معقد الايون والحامل acrossion complex الذي يسهل حركة الايون عبر الغشاء ليطلق داخل الخلية . وتحتاج هذه العملية الى الـ ATP وانزيم الكاينيز *kinase* .

٢ ـ نظرية مضخات الايون ion pumps تفرض هذه النظرية على ان الطاقة المتحررة اثناء تحويل الـ ATP الى الـ ADP بواسطة انزيم ATPase تجلب الايونات الى الخلايا استجابة الى التغير الحاصل في التوازن الناتج من انتقال الايونات الاخرى من الخلية . وتعتبر مضخة Na-K مثلاً شائعاً على ذلك . وتدخل بعض الايونات الاخرى الى الخلية بواسطة مدرج الانحدار الكيمياوي . وقد لوحظ بان امتصاص الايون ذو ارتباط عالي بفعالية انزيم الـ ATPase (Fisher et al. 1970).

تداخل الايونات :

تتاثر جاهزية اي عنصر بوجود العناصر الاخرى في المحلول (Mengel and Kirkby 1979) . وقد اوضح Viets et al. (1954) بان نسبة البوتاسيوم الى الكالسيوم والبوتاسيوم الى المغنيسيوم في النبات تزداد عند التسميد بالنايتروجين . ان امتصاص البوتاسيوم بنبات الجت يعيق امتصاص المغنيسيوم الا ان المخزون من العنصر لا يؤثر على الامتصاص (Omar and El Kobbia 1965) .

قد يتشبع امتصاص بعض الايونات بوجود بعض الايونات الاخرى وخاصه الكالسيوم . وتسمى هذه الظاهرة تأثير فيتز *Viets effect* (Viets 1944) ويزداد امتصاص البوتاسيوم والروبيديم rubidium (Rb), K والبروم (Br) والكلور Cl و SO_4 و PO_4 بوجود الكالسيوم . والكالسيوم ضروري لبناء وكمال الاغشية . الا ان التأثير يبدو بانه اعظم من التأثير على الاغشية فقط .

هـذا وان وجود بعـض العناصـر فـي المحلـول يكون مضـاد لامتصـاص عناصـر اخـرى . (Farley and Draycott 1975) . ويصاحب نقص نسبة الكالسيوم والمغنيسيوم زيادة امتصاص البوتاسيوم هذا ويتعارض الفسفور بدرجة كبيرة مع امتصاص الزنك والحديد . وعموماً تتنافس الايونات الموجبة مع

ايونات موجبة اخرى ، على سبيل المثال . وجود الامونيا NH_4^+ يقلل امتصاص الايونات الموجبة الاخرى . وعادة يؤدي امتصاص الايونات الموجبة الى زيادة امتصاص الايونات السالبة (Leggett and Egli 1980) .

وظائف واستعمال العناصر الغذائية :

يمكن وضع العناصر الضرورية لنمو المحصول في اربعة مجاميع وذلك حسب دورها الرئيسي في تغذية النبات ١ـ التركيب الاساسي . ٢ ـ خزن الطاقة ونقل الطاقة المقيدة . ٣ ـ توازن الشحنة . ٤ ـ تنشيط الانزيمات ونقل الالكترونات .

ويوضح جدول (٥ ـ ١٥) ملخص للمعلومات حول دور العناصر المختلفة في تغذية النبات .

التركيب الاساسي : BASIC STRUCTURE

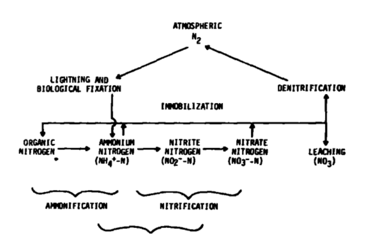
الكاربون والهيدروجين والاوكسجين تكون الكاربوهيدرات $(CH_2O)n$ العمود الفقري او التركيب الاساسي للنباتات ومصدر الطاقة للعمليات الايضية . وتشمل الكاربوهيدرات على حوامض عضوية عديدة . وسكريات بسيطة ومعقدة ، وبوليمترات polymers السكريات مثل النشاء والسيليلوز والهيميسيليلوز . وتعتبر الاحماض العضوية الاساس في تكوين الاحماض الامينية التي ترتبط مع بعضها برابطة البيتايد peptide linkage لتكوين البروتينات (انظر شكل ٥ ـ ١٣) . وعلى اساس الوزن يكون الكاربون والهيدروجين والاوكسجين حوالي ٤٥ ، ٦ و ٤٣ ٪ من النبات . لذا فان اكثر من ٩٠ ٪ : من الوزن الجاف للنبات او حاصل المحصول يتأتى من الهواء والماء .

خزن الطاقة ونقل الطاقة المقيدة :

ENERGY STORAGE AND TRANSFER ENERGY BONDING

النايتروجين : يشكل النايتروجين ٧٩ ٪ من الهواء الجوي . ويوجد في التربة نايتروجين اكثر من ذلك كترسبات عضوية . ولسوء الحظ لا يكون النايتروجين الجوي (N_2) ولا نايتروجين التربة الرسوبية الموجودة بشكل مركبات معقدة جاهز لنمو النبات .

ويعتبر النايتروجين المؤكسد (NO_3) او المختزل (NH_4)، الصور الجاهزة للنبات فقط . يمكن ان يتم ربط او جمع الهايدروجين مع النايتروجين المختزل بالبرق او الاحياء المثبتة للنايتروجين او تجارياً بطريقة هابر ـ بوش Haber-Bosch (انظر الفصل السادس). تتاكسد الامونيا الى نترات ببكتيريا النترجة (شكل ٥ ـ ١١) .



شكل (٥ ـ ١١) تحويل عنصر النتروجين في التربة

ويعد هذا التحوئل للنايتروجين بايولوجيا لذا فانه حساس لحموضة التربة ودرجة الحرارة والرطوبة .

تعد درجة حرارة ٢٥°م او اكثر ملائمة لعملية النترجة nitrification . بينما تعد عملية تحويل النايتروجين الى امونيا ammonification ، اقل حاسية لدرجة الحرارة (Haynes and Goh 1978) . هذا ولا تحصل اية نترجة في اشهر الشتاء في منطق المناخ المعتدلة وفي الربيع ، بينما لا تزال التربة باردة ورطبة . تكون النترجة منخفظة جداً وعادة غير كافية لنمو جيد للنبات . ويكون نمو نباتات الحشائش قصيرة وصفراء ما لم يضاف شكل جاهز من عنصر النايتروجين .

تثبط النترجة بدرجة كبيرة في الغابات والمناطق المغطاة بالحشائش بسبب وجود المثبطات الطبيعية مثل مواد الدباغة tannins والفينولات (Rice

and Pancholy 1973) . ومـن جهـة اخـرى . نـجد ان تنظيـف الغابـات وزراعـة اراضيها يشـجع عملية النترجـة كثيراً بسـبب تحلـل واختفاء المثبطات ومن المشوق ملاحظة ان نقص النايتروجين في حقول الحنطة في ترب مروج ولاية اوكلوهوما لم تظهر كمشكلة حتى حوالي سنة ١٩٥٧ . منذ ذلك الوقت اصبحت تلك الترب تستجيب لاضافة النايتروجين الضروري بسبب النقص المستمر في المادة العضوية والنايتروجين من الزراعة (Tucker 1981) وقد ادى اضافة السماد النايتروجين الى زيادة حموضة التربة ومتطلبات الكلس lime .

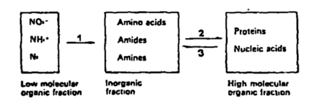
يلائم فقدان النايتروجين على شكل غازات Denitrification (شكل ٥ ــ ١١) درجات الحرارة الدافئة وظروف الاختزال مثل الترب الغدقة water logging . اما الترب الدافئة ذات التهوية الجيدة فتشجع عملية النترجة (التازت) وتفقد النترات بالغسل . وتستعمل مواد تجارية مثبطة مثل النايتروبيرين nitropyrin (2-chloro-6-trichloromethylpyridine) لتحمي النترات من الفقد حيث تمتص بجزيئات التربة وبذلك تكون اقل عرضة للفقد . لقد ازداد حاصل بذور الصفراء معنوياً وانخفضت الاصابة بتعفن الساق بسبب استعمال النايتروجين مع اضافة الامونيا (NH_3) في الخريف (Warren et al. 1975) . ويمكن ايضاً استعمال مثبطات النترجة لتقليل عملية النترجة في التربة وامتصاص النترات وتراكمها في اوراق الخضراوات مثل السبانغ .

يتراوح محتوى النايتروجين في النباتات من ٢ ــ ٤ ٪ وقد يصل الى ٦ ٪ . وتستطيع النباتات ان تمتص ايونات النترات NO_3^- والامونيا NH_4^+ وتمثيلها كما هو موضح في شكل (٥ ــ ١٢) . يمتص النايتروجين بالدرجة الاساسية بصورة NO_3^- بسبب التحول السريع للامونيا الى النترات في التربة . .

الا ان الذرة الصفراء تمتص الامونيا والنترات بنفس السرعة .ويكون منحنى الامتصاص خطي بتركيز اعلى من ٢١ ما يكرومول نايتروجين وينخفض بانخفاض التركيز عن هذا الحد ويصل الى حالة استقرار عند تركيز٤مايكرومول (Edwa – rds andBarber1976) .وجد في نباتات فاصوليا لايما lima bean . ان تراكم المادة الجافة يزداد بصورة مستمرة عندما تكون النترات ٧٥ ٪ من النايتروجين الجاهز او اكثر (McElhannon and Mills 1978) . وهذا يوضح الاختلافات الوراثية في تفضيل الايونات . وقد وجد تداخل بين النايتروجين والبوتاسيوم في الذرة الصفراء . فقد نخفض الحاصل باستعمال نايتروجين الامونيا NH_4^+N .

وارتفعت نسبة النايتروجين الى البوتاسيوم مقارنة مع نايتروجين النترات NO_3^-N (Dibb and Welch 1976) . وتؤدي المستويات العالية للامونيا في الانسجة الى توقف النمو وتسبب ارتفاع في مستويات الكلور في الطماطة (Williams and Miner 1982) . الا ان النترات ليست ضارة عندما تكون بمستويات عالية . وتعتمد صورة او شكل النايتروجين المستخدمة من قبل النبات جزئياً على الامطار وحموضة التربة pH ففي الترب الحامضية يمتص النايتروجين على هيئة نترات NO_3^- بينما ينخفض امتصاص الامونيا (Mengel and Kirkby 1982) . وبسبب العوامل المذكورة انفاً فان النترات هو الايون السائد الامتصاص بنباتات المحاصيل ما عدى الرز .

يعتمد تمثيل النايتروجين الى جزيئات عضوية (شكل ٥ ـ ١٢) على اختزال النترات NO_3^- بانزيم nitrate reductase في انسجة النبات (Neyra and Hageman 1975) يحتاج اختزال النترات الذي يجب ان يحصل قبل انتاج الاحماض الامينية والمركبات الحاوية على النايتروجين الى الالكترونات ، ويعتبر مركب nicotinamide adenine dinucleotide (NADH) or nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH) او مركب المعطية للالكترونات التي تنتج بعملية التمثيل الضوئي . وقد وجد بان مستويات الاضاءة العالية ومعدلات التمثيل الضوئي العالية تشجع وتزيد من فعالية انزيم الـ nitrate reductase (Minatti and Jackson 1970) وقد يحصل تراكم النترات بمستويات سامة للحيوانات في محاصيل العلف خلال ظروف تواجد الغيوم .



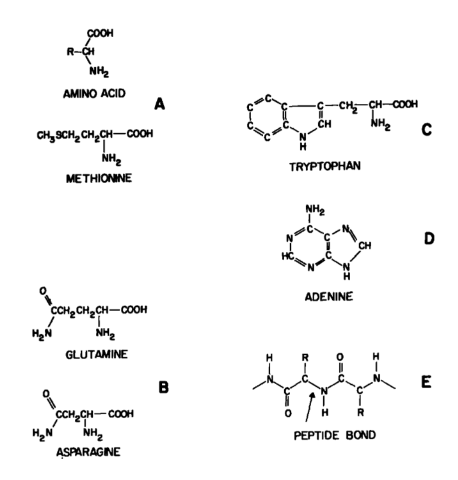
شكل (١٠ ـ ١٢) تحويل مركبات النتروجين في النبات .

ان درجات الحرارة المناسبة ضرورية لاختزال النترات ، مع الاخذ بنظر الاعتبار الاختلافات الموجودة بين الانواع . هذا وان حصول اختزال النترات يؤدي الى خسارة في الطاقة الموجودة بالنبات .

يحصل اختزال النترات في الانواع الخشبية في الجدور فقط ، بينما في نباتات المحاصيل يتم اختزال النترات في كل من الجذور والاوراق (Haynes and Goh 1978) . ويبدو واضحاً ان بعض . ' ن الخضر مثل السبانغ ونباتات من عائلة Chenopo diaccae تفقد قدرتها على اختزال النترات في الجذور لذا تتراكم كمية كبيرة من النترات في الاوراق . لقد وجد ارتباط موجب بين فعالية انزيم nitrate reductase وحاصل الحبوب والبروتين في الذرة الصفراء والحنطة والذرة البيضاء من قبل باحثين عديدين ، الا انه في دراسات اخرى لم تكن العلاقة ذات ارتباط عالي مع ١١-اصل ونسبة البروتين العالية في الحنطة (DeckardandBusch 1978) وقـد وجـد فـي صنفين للحنطة الربيعية بان مستوى انزيم الـ nitrate reductase كان كافياً في مرحلة الشيخوخة الا ان النايتروجين لم يكن بمستوى كافي للنمو (Hepper 1976) .

يدخل النايتروجين في تركيب الاحماض الامينية والامايدات amides وقواعد النايتروجين مثل البيورين purine والبروتينات والبروتينات النووية nucleoproteins (شكل ٥ ـ ١٣) . تحوي الانزيمات على سلسلة طويلة وجزيئات بروتين معقدة اضافة الى مجموعة غير بروتينية تعيد الفعالية وعادة تكون من العناصر الصغرى .

البروتينات عبارة عن بوليمترات polymers مكونة من ٢٠ حامض اميني مرتبطة مع بعضها برابطة البيبتايد peptide linkage في عدد كبير من التوليفات منتجاً وزناً جزيئاً عالياً . الاحماض الامينية ذات نايتروجين ـ اميني على موقع كاربون ـ الفا ، وقد تحوي علىّ نايتروجين في الحلقة كما هو في التربتوفين tryptophan (شكل ـ ١٣) . يحوي الكلوتامين Glutamine على نايتروجين في مجموعة الامايد ، والادنين adenine عبارة عن قاعدة بيورين مع وجود نايتروجين في الحلقة . وان الادنين جزءاً من العديد من النيوكلوتايدات nucleotides والبروتينات النووية nucleoproteins مثل الـ DNA الـ RNA . ويدخل النايتروجين في تركيب مجموعة من المركبات تسمى القلويات alkaloids التي لايـعرف وظيفتها على وجه التحديد والتي من الواضح انها ليست مواد ايضية ضرورية . ويعتقد انها تعمل كمركبات خزن للنايتروجين .



شكل (١٠ ــ ١٣) A ــ إرتباط مجموعة الامونيوم مع كاربون α . وهذا يمثل تركيب مثالي للحامض الاميني . B ــ الكلوتامين والاسبرجين وهما ايمدان يمثلان الشكل الشائع للنتروجين المختزل المتنقل من الجذور الى السيقان . C ــ الحامض الاميني الترتبوفين مع وجود النتروجين على ذرة الكاربون . D ــ الادينين وهي قاعدة البيورين شائع التواجد في العديد من النيوكلوتايدات . E ــ رابطة الببتايد وهي رابطة ذات طاقة واطئة تربط الاحماض الامينية في البروتينات .

يؤدي نقص النايتروجين الى عرقلة التوسع والانقسام الخلوي . وتشمل اعراض النقص عموماً على القصر والاصفرار وخاصة اجزاء النباتات القديمة . ويسبب نقص نمو النبات تراكم السكريات في بعض الانواع وخاصة الذرة الصفراء بسبب تلون قاعدة الساق باللون البنفسجي نتيجة تكوين صبغة الانثوسيانين **anthocyanin** .

النايتروجين ذي قابلية عالية للانتقال داخل النبات . وتكون الاوراق الحديثة واعضاء النبات المتكونة حديثاً ذات مصب ذي طلب عالي مثل البذور والثمار لذا فانها تستطيع اخذ كميات كبيرة من النايتروجين من الاوراق القديمة او الاوراق

السفلية . وفي النهاية تؤدي مثل اعادة التوزيع هذه عندما يكون امتصاص النايتروجين محدود الى اصفرار وشيخوخة الاوراق السفلية في النبات .

تصل نباتات فول الصويا غير المكونة للعقد الجذرية مرحلة الشيخوخة بوقت مبكر وتحوي على ٦٠ ٪ من مجموع النايتروجين في البذور مقارنة مع نباتات المقارنة مع نباتات المقارنة التي تصل فيها الشيخوخة بوقت متاخر وتحوي على ٤٠ ٪ فقد من النايتروجين الكلي في البذور (Egli et al. 1978) . ان مثل هذا الاصفرار والشيخوخة قد اعزي سابقاً بشكل خاطيء الى نقص الرطوبة بسبب انها تصبح واضحة في منتصف الصيف .

وفي الخلاصة يعتبر النايتروجين مكونة ضروري للاحماض الامينية والاميدات والنيوكلوتايدات والبروتينات النووية وضروري للانقسام والتوسع الخلوي من النمو . وينتقل النايتروجين داخل النبات . حيث ينتقل الى الانسجة الحديثة لذا فان نقصه يظهر اولاً في الاوراق القديمة ويعرقل نقص النايتروجين عمليات النمو مسبباً قصر النبات واصفراره ونقص حاصل المادة الجافة .

الكبريت Sulfur

تعد المادة العضوية والاملاح غير العضوية مثل كبريتات الكالسيوم والمغنيسيوم مصدر الكبريت في التربة . ويحوي الهواء الجوي على غاز الكبريت كما ويحوي ماء المطر (المطر الحامضي) على الكبريت . يكون الجو الجغرافي في المناطق البعيدة عن المدن الصناعية او البحر(مثل بعض المناطق في افريقيا والولايات المتحدة واستراليا ونيوزيلاندا) ذو محتوى قليل من الكبريت . لذا فان اعراض نقص الكبريت في المحاصيل يكون شائع الانتشار . ان تعدين Mineralization الكبريت وتكوين ايونات الكبريت (التحويل) من المادة العضوية مشابهة تقريباً لتحويل النايتروجين من المادة العضوية . وقد يتكون الـ H_2S المختزل ويتراكم بتراكيز سامة في ظروف لاهوائية . ويتأكسد هذا المركب في الترب ذات التهوية القليلة الى عنصر الكبريت ببكتيريا التمثيل الضوئي والـ chemotrophic . وتؤدي زيادة الأكسدة الى انتاج حامض الكبريتيك (H_2SO_4) وحموضة التربة .

يمتص النبات الكبريت بصورة رئيسية كايون SO_4^{2-} وينتقل بطريقتين الامتصاص الحيوي وغير الحيوي . وتمتص الاوراق كميات لاباس بها من غاز SO_2 .

وكالنايتروجين يجب اولاً اختزال جميع الاشكال المؤكسدة انزيمياً قبل تمثيلها بالنبات .

الكبريت كالنيتروجين يعمل كاساس للطاقة الواطئة المقيدة في تمثيل البروتين . يكون الكبريت روابط الثايول thiol المشابهة من ناحية الطاقة الى روابط البيبتايد peptide للنايتروجين . هذا ويعتقد بأن مجاميع Sulfhydryl (SH) مهمة في تحمل البروتوبلازم للبرد والجفاف . كما ويسهام الكبريت في نقل الطاقة بطريقة مشابهة للفسفور .

يدخل الكبريت في تكوين بعض الاحماض الامينية . السايستين cystine والسايستينين cysteine والميثونين . وكذلك يحفز بعض انزيمات البروتيولاتيك proteolytic ومكون لمرافق انزيم ـ أ coenzyme A والكلوتاتيون glutathione وبعض الفيتامينات . وقد تحوى النباتات العائدة لعائلة الخردل Cruciferae على اكثر من ١ ٪ كبريت . كما ان البقوليات تحوى ايضاً على نسبة عالية من الكبريت . لقد ثم الحصول على اعلى حاصل لدريس الجت عندما كانت نسبة الكبريت في الاوراق ٠،١٥ ـ ٠،٢٠ ٪ (Westermann 1975) . ولانتاج اعلى حاصل . فقد كانت نسبة النايتروجين الى الكبريت المثالي تتراوح من ١٠ ـ ١٥ للقصب السكري (Fox 1976) . بينما نسبة النايتروجين الى الكبريت في التربة المسمدة جيداً بالكبريت ١٥ ـ ١٦ للذرة الصفراء . و ٢٠ لفول الصويا و ٨ ـ ٩ للقطن والباميا (Gaines and Phatak 1982) .

ان زيوت بعض النباتات وخاصة نباتات عائلة الخردل والبصل تكون غنية بالكبريت . لقد وجد بان التسميد بالكبريت يزيد محتوى البذور من الزيت للمحاصيل مثل الكتان وفول الصويا .

ان نقص الكبريت كالنايتروجين يؤدي الى قصر النباتات واصفرارها وتكوين سيقان رفيعة . وبالرغم من ان الكبريت قابل للانتقال داخل النبات الا ان اعادة توزيعه من الاوراق القديمة الى الاوراق الحديثة لايتم كما يحصل مع النايتروجين ولا يحصل تحرق للاوراق السفلية . لقد وجد Bouma سنة ١٩٧٦ ان اعادة توزيع

الكبريت حصلت من جذور واعناق واوراق النفل الارضي subterranean وليس من الاوراق .

في الخلاصة ، الكبريت جزء من الاحماض الامينية والكلوتاثيونين ومرافق انزيم A وبعض الفيتامينات . ان فسلجة الكبريت مشابهة الى فلسجة النايتروجين من حيث التعدين والامتصاص والاختزال وتقييد الطاقة والدمج واعراض النقص والقصر والاصفرار . وان اعادة توزيع الكبريت ليست كبيرة كالنايتروجين لذا فانها لاتحدث تحرق للاوراق السفلى كما يحصل عند نقص النايتروجين .

الفسفور Phosphorus

ان مصدر الفسفور في التربة هي مواد عضوية وغير عضوية وكما يلي ،

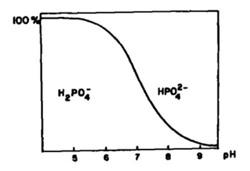
١ ـ يحتوي محلول التربة على كميات قليلة جداً من الفسفور الذائب مثل orthophosphate أو ($H_2PO_4^-$ أو HPO_4^{2-})

٢ ـ مركبات العناصر الحاوية على الفسفور مثل الابتايت apatites وفوسفات الكالسيوم والمغنيسيوم والحديد والالمنيوم .

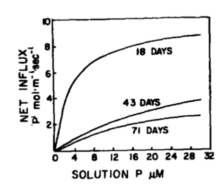
٣ ـ الخزين غير الثابت الحاوي على الفسفور الممدص على غرويات التربة كفوسفات الحديد والالمنيوم التي تكون في حالة توازن مع فوسفات محلول التربة (شكل ٥ ـ ٣) .

ان كمية الفسفور في محلول التربة قليلة جداً بسبب الجزء الخزين غير الثابت . ولهذا السبب يكون الفسفور العنصر الثاني بعد النايتروجين اكثر العناصر محدداً لنمو النبات .

يمتص الفسفور بصورة رئيسية كايون احادي $H_2PO_4^-$ monovalent وثنائي HPO_4^{2-} divalent التي يسود تواجدها في الترب ذات pH معتدل او عالي (شكل ٥ ـ ١٤) . تمتص الجذور الفسفور بطريقة الامتصاص الحيوي من تراكيز قليلة جداً من محلول التربة .(Russell and Barber 1960) . يعتمد قدرة امتصاص الفسفور بجذور فول الصويا على العمر (شكل ٥ ـ ١٥) . حيث ان امتصاص الجذور التي عمرها ١٨ يوم يساوي اربعة اضعاف تلك التي عمرها ٧٣ يوم (Edwards and Barber 1976) .



شكل (٥ ـ ١٤) النسبة بين جاهزية $H_2PO_4^-$ و HPO_4^{2-} وعلاقتها بحموضة pH وسط النمو
· Mengel and Kirkby 1982)



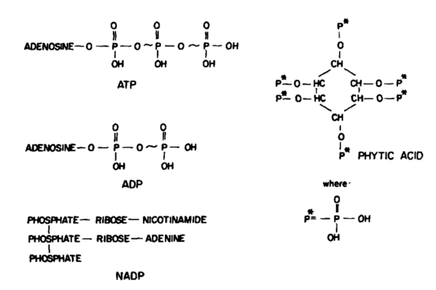
شكل (٥ ـ ١٥) مقارنة التدفق الصافي في الفسفور بالمتر لجذور فول الصويا بثلاث أعمار مختلفة
Edwards and Barber 1976,

الفسفور من العناصر التي لها القدرة على الانتقال داخل النبات حيث يعاد توزيعه او انتقاله من الاجزاء القديمة الى الاجزاء الحديثة . يمكن للاوراق الحديثة والثمار المتطورة حديثاً ان تحصل على احتياجاتها من الفسفور غير الثابت في الانسجة القديمة للاوراق حتى ولو كانت هناك معوقات لامتصاص الفسفور من التربة . يتراوح مستوى الفسفور الحرج للذرة الصفراء من ٠.١٨ ـ ٠.٢٥ ٪ في الورقة التي تقع تحت العرنوص . وهذا يعتمد على الموقع الجغرافي . تقع المستويات المثالية بين ٠.٢٥ ـ ٠.٤١ . (Forde 1976) .

يعد الفسفور احد المكونات الترديبيه للعديد من المركبات الحيوية المهمة مثل تلك التي تقوم بنقل الطاقة ADP و ATP (adenosine di- and triphosphate), و NADPH و NAD. ومركبات نظام المعلومات الوراثية DNA و RNA (desoxyribo- and ribonucleic acid) .

وتتكون استرات الفوسفات مع السكريات والكحولات والاحماض او فوسفات اخرى .(polyphosphates) . والاواصر الغنية بالطاقة مهمة في العمليات الايضية حيث تساعد في عملية الفسفرة الضوئية ونقل الطاقة كما هو موضح في شكل (٥ ـ ١٦) . يعد حامض الفايتيك Phytic acid مركب مهم لخزن الفوسفات شائع الوجود في البذور . وينتقل هذا الشكل المخزون من الفسفور لتجهيز المعدل العالي للعمليات الايضية اثناء انبات البذور .

ويعتبر الفسفور ايضاً احد مكونات الليبدات المفسفرة phospholipids مثل الليسيثين ,ecithin والجولين ,choline التي تلعب دوراً مهماً في تكوين الاغشية . والليسيثين ناتج عرضي مهم في استخلاص زيت فول الصويا وله استخدامات غذائية وتجارية عديدة .



شكل (٥ ـ ١٦) بعض المركبات الايضية المهمة الحاوية على الفسفور . جميعها يحوي على رابطة فوسفات ذات طاقة عالية وهي مصدر الطاقة الضروري لتمثيل مكونات النبات . يعد حامض الفايتيك مخزون جاهز للفسفور في البذور .

ان الاعراض المرئية لنقص الفسفور الى حدما عكس اعراض نقص النايتروجين والكبريت حيث ان الاوراق تكون خضراء داكنة الى زرقاء ـ خضراء بدلاً من ان تكون صفراء والنباتات تكون قصيرة . وقد وجد بان عدد الجذور وطولها ينخفض في نباتات حشيش الشليم .(Troughton 1977) . يتراكم السكر في النباتات التي فيها

نقص الفسفور موضحاً وجود صبغة الانثوسيانين anthocyanin في قاعدة الساق والعروق وخاصة في الذرة الصفراء . وكما هو الحال عند نقص النايتروجين فان الاوراق القديمة تظهر اعراض نقص الفسفور اولاً وذلك بسبب اعادة انتقاله الى الانسجة الحديثة .

في الخلاصة . يتواجد الفسفور بتراكيز منخفضة جداً في محلول التربة وهو مكون ضروري لمركبات نقل الطاقة (ATP والبروتينات النووية الاخرى) . ونظام المعلومات الوراثية (RNA و DNA) واغشية الخلايا (الليبدات المفسفرة) والبروتينات المفسفرة . والفسفور قابل للانتقال ويعاد توزيعه من الانسجة القديمة الى الانسجة الحديثة . لذا فان الاوراق القديمة تظهر اعراض النقص قبل غيرها .

توازن الشحنة

البوتاسيوم Potassium.

تعتبر المعادن الاولية والمعادن الثانوية مثل الطين مصدر البوتاسيوم في التربة . وبصورة عامة تكون الترب ذات المحتوى العالي من الطين محتوها عالي نسبياً من البوتاسيوم . بينما تكون الترب العضوية والرملية ذات محتوى منخفض منه . المصدر الرئيسي لبوتاسيوم النبات يأتي من تجويه weathering المركبات الحاوية على البوتاسيوم .. ويتواجد البوتاسيوم بثلاثة اشكال (١) البوتاسيوم المقيد كيمياوياً بعناصر التربة الاولية والثانوية . (٢) البوتاسيوم المتبادل . الممدص على جزئيات التربة . (٣) البوتاسيوم الموجود في محلول التربة (شكل ٥ ــ ٣) . يكون اغلب البوتاسيوم في الترب المعدنية (مثل ترب عالية بالمونتموريلونايت montmorillonite) على هيئة معادن الـ lattices. . ويكون فقط من ١ ــ ٣ ٪ من مجموع البوتاسيوم الممدص او المتبادل وحتى نسبة اقل في محلول التربة (Wiklander 1954). ويكون البوتاسيوم المتبادل بحالة توازن مع البوتاسيوم في محلول التربة . يكون امتصاص البوتاسيوم بصورة رئيسية من محلول التربة (Mengel and Kirkby 1979). الا ان البوتاسيوم يمكن أن يأتي لحدما من أشكال غير متبادلة . إن أغلب الترب ذات تعادل عالي من البوتاسيوم . وتكون الاختلافات من سنة الى اخرى قليلة.

يمتص البوتاسيوم على صيغة ايون موجب احادي الشحنة K^+ . ويكون امتصاص البوتاسيوم حيوي ضد منحدر تدرج الالكتروني الكيمياوي القوي (Hoagland 1944) . وتؤثر درجة الحرارة على الامتصاص وان الدرجة المثالية لاغلب الانواع حوالي ٢٥°م الا ان هناك اختلاف بين الانواع (Worley et al. 1963). ، على سبيل المثال يمتص الحشيش السوداني البوتاسيوم عند درجة ٣٠ ـ ٣٥°م بينما تفقد البازلاء البوتاسيوم عند درجة ٣٥°م . وتفقد جذور فول الصويا البوتاسيوم عند درجة حرارة منخفضة (مثلا ٥ ، ١٣ ، ١٥°م . وقد اوضح Hall and Baker (1972) بان البوتاسيوم يُكون ٨٠ ٪ من الايونات الموجبة الموجودة في اللحاء . ويكون انتقال البوتاسيوم بالدرجة الرئيسية الى الاعلى . كما انه يشجع انتقال النترات (Blevins et al. 1978). . هذا وان اعادة انتقال البوتاسيوم من اعضاء النبات القديمة الى الحديثة يعد القاعدة . حيث ان البوتاسيوم اكثر العناصر انتقالا في النبات .

بينما يعتبر البوتاسيوم ضروري للنباتات الراقية والواطئة فهو ليس جزءاً من اي من مكونات النبات المعروفة . ويخزن البوتاسيوم بكميات كبيرة في الفجوات . وهو لا يكون جزئيات عضوية معقدة بل انه يعمل بصورة رئيسية كمنشط للانزيمات او عامل مرافق لحوالي ٤٦ انزيم (Evans and Sorger 1966) .

ويمكن تفسير استخدامه كعامل مرافق بسبب المتطلبات العالية للبوتاسيوم . وعلاوة على البوتاسيوم فان العناصر الصغرى والمغنيسيوم تعمل كمنشطات لبعض الانزيمات . ان هذا المفهوم مشوق بشكل خاص. اخذين بنظر الاعتبار ان الانزيم والعامل المرافق لاتستخدم بالتفاعلات الكيمياوية بل انها يجب ان تتواجد اثناء التفاعل

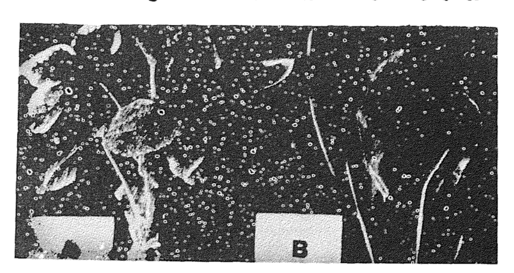
ويساعد البوتاسيوم ايضاً في المحافظة على الجهد الازموزي وامتصاص الماء (Epstein 1972). تفقد النباتات المجهزة بكميات كافية من البوتاسيوم ماء اقل بسبب ان البوتاسيوم يزيد الجهد الاوزموزي وله تاثير موجب على اغلاق الثغور (Humble and Hsiao 1969).

كما يعمل البوتاسيوم على توازن شحنات الايونات السالبة ويؤثر على امتصاصها وانتقالها . وقد وجد بان البوتاسيوم يقلل الاصابة ببعض الامراض وبذلك يقلل اضطجاع نباتات الذرة الصفراء (Liebhardt and Munson 1976) لاسباب

فسيولوجية غير معروفة لحد الان . على سبيل المثال ، يقلل البوتاسيوم الاصابة بذبول *Verticillium* معنوياً على القطن . (Hafez et al. 1975) .

لقد وجد بأن البوتاسيوم يلعب دوراً حيوياً في التمثيل الضوئي عن طريق الزيادة المباشرة للنمو ودليل المساحة الورقية . ومن ثم تمثيل ثاني الكاربون وزيادة انتقال نواتج التمثيل خارج مناطق التمثيل (Wolf et al. 1976) . هذا ويبدو ان تأثيره على الانتقال ناتج من تكوين الكثير من الـ ATP الضرورية لتحميل نواتج التمثيل في اللحاء . ويمكن ان يحل الصوديوم محل البوتاسيوم في عدد من المحاصيل وخاصة البنجر السكري والقطن . وان هذا التعويض فعال بالحد الادنى في بعض المحاصيل الاخرى مثل الذرة الصفراء والبيضاء (Marschner 1971).

ويكون المستوى الحرج للبوتاسيوم في النبات عالي نسبياً . عادة حوالي ١ ٪ او اربعة اضعاف الفسفور. يمتص مايقارب جميع البوتاسيوم خلال مرحلة النمو الخضري ، وينتقل جزءاً قليلاً الى الثمار او الحبوب . اثرت اضافة البوتاسيوم للحنطة خلال مرحلة التكاثر قليلاً على حاصل الحبوب (Chapman and Keay 1971) . ويؤدي نقص البوتاسيوم الى زيادة اضطجاع جذور وسيقان الذرة الصفراء (Liebhardt and Murdock 1965) ، وقد يسبب ذلك الاصابة بالامرض . وكذلك يقلل عدد الجذور الهوائية وتتجزأ برنكيما الساق عندما يحذف البوتاسيوم من السماد ، مثلاً صفر ـ صفر ـ N او صفر ـ P ـ N . ويسبب نقص البوتاسيوم الشديد تكوين بقع بين العروق وتحرق قمة وحافات الاوراق القديمة لعدد من الانواع (شكل ٥ ـ ١٧) .



شكل (٥ ـ ١٧) A ـ نبات فول الصويا يعاني من نقص شديد من عنصر البوتاسيوم . B ـ نبات لايعاني أي نقص من العناصر . لاحظ تحرق حافات الاوراق وتكون نبات قصير ، وهي اعراض النقص .



شكل (٥ ـ ١٨) يوضح نقص الكالسيوم في نبات الفاصولياء . لاحظ نقص النمو وتحويرات وتشويه الاوراق الحديثة . القرنات لم تتكون او انها قد سقطت .

الكالسيوم .Calcium

بسبب احتواء معادن عديدة على الكالسيوم فان قشرة الارض تحوي على كمية كبيرة نسبياً من الكالسيوم . ويعد الابتايت Apatite (فوسفات الكالسيوم) والـ calcite ($CaCO_3$) والـ dolomite ($CaCO_3$,/ $MgCO_3$) من معادن الكالسيوم الشائعة . الا ان غسل الترب الناجمة من هذه المعادن تحت الظروف الرطبه يؤدي عادة الى خفض محتواها من الكالسيوم . وقد تحوي الترب المشتقة من الـ marl, (طين غني بكاربونات الكالسيوم) ومادة الجير chalk, او

الصخور الكلسية limestone على اكثر من ١٠٪ كالسيوم . ان تعدين النايتروجين الى نترات وتكوين ترب حامضية قليلة الكالسيوم والمغنيسيوم والى تحطيم او هدم تركيب التربة بسبب استبدال هذه الايونات الموجبة الممدصه بايونات الالمنيوم Al^{3+} والهيدروجين H^{+} في غرويات التربة . وفي تطبيقات الزراعة الحديثة تستخدم صخور كلس الدولومايت dolomitic limestone كمحسن للتربة لرفع حموضتها pH لتجهيز عناصر الكالسيوم والمغنيسيوم .

يمتص الكالسيوم كايون موجب ثنائي الشحنة Ca^{2+} . وهو أقل العناصر انتقالاً او تحركاً في النبات من العناصر الاساسيه . يمتص وينتقل بطريقة الامتصاص غير الحيوي . حيث يدخل النبات خلال الغطاء الحر وينتقل الى الاعلى مع التدفق النتحي . transpiration stream (Epstein 1972). ومقارنة مع الايونات الاخرى . هناك انتقال قليل او معدوم للكالسيوم في اللحاء . ويمتص الكالسيوم كثيراً على مواقع التبادل في الفضاء الحر وربما يحصل هذا بسبب عدم وصول الكالسيوم الى اعضاء النبات الاخرى . ويتطلب فستق الحقل كميات كبيرة من الكالسيوم في منطقة تكوين المهاميز pegging zone لاجل تكوين ثمار طبيعة . حيث تمتص المهاميز والثمار الكالسيوم مباشرة (Harris 1948)

ويعتقد بان التدفق النتحي لهذه الثمار الموجودة تحت سطح التربة معدوم لذا فانها تكون غير كفوءة في حصولها على الكالسيوم من جذور النبات .

يدخل الكالسيوم في تركيب جدران الخلايا . حيث تعتبر بكتات الكالسيوم مادة بناء مهمة للجدران . وقد وجد الكالسيوم ايضاً في فجوات الخلية على هيئة اوكزالات الكالسيوم وكاربونات الكالسيوم حيث تعمل هذه الاملاح على المحافظة على الاحماض العضوية الى مستويات غير سامة . وهو ضروري للانقسام والتوسع الخلوي . ويؤدي نقص الكالسيوم الى نمو غير طبيعي للمرستيمات (الجذر ، الساق ، الثمرة والعقدة) وتوقف النمو (McKently 1981) ويعتقد ان ناتج من قلة انتقاله في اللحاء قلة حركته في النبات . فقد توقف نمو الفوصوليا الحزمية bunch bean مباشرة بعد سحب الكالسيوم من المحلول الغذائي . والكالسيوم ضروري ايضاً لتنظيم العمل الانتخابي لاغشية الخلية .

ترتبط حالة الكالسيوم في النباتات بدرجة عالية بحموضة التربة pH والتي تأثيرها اكثر من تأثير جاهزية الكالسيوم . وكما ذكرنا انفاً فان الكالسيوم يؤثر على جاهزية العناصر الاخرى وعلى نمو الاحياء المجهرية وخاصة البكتيريا .

ويبين جدول (٥ ـ ٢) حموضة التربة المثالية لعدد من المحاصيل . ان الكثير من محاصيل البقول قد نشأت في مناطق معتدلة المناخ لذا فان متطلباتها من الكالسيوم تكون عالية . وعندما ينمو المحصول البقولي كالجت في ترب ذات pH منخفض (حموضة عالية) فان النباتات تصبح مباشرة قصيرة وصفراء اللون . هذا وقد بين المؤلف (Gardner) بوضوح بان مثل هذه النباتات لاتكون عقداً جذرية وتعاني من نقص النايتروجين وقد اصبحت خضراء عند اضافة النايتروجين لها .

هذا ويبدو ان الحساسية الرئيسية للحموضة هي للبكتريا المثبتة للنايتروجين *Rhizobium meliloti* وليس لنباتات الجت .

ويمكن الاستنتاج بان نقص الكالسيوم في الكثير من البقوليات الذي يؤدي الى توقف نمو واصفرار النبات يعود اساسا الى نقص النايتروجين الناجم من حساسية البكتريا التعايشية لحموضة التربة . يوجد اختلاف كبير بين انواع الرايزوبيا في حساسيتها للحموضة الا ان انواع المناطق المعتدلة اكثر حساسية .

يظهر نقص الكالسيوم على اجزاء النبات الحديثة اولاً (شكل ٥ ـ ١٨) كتشويه لون الاوراق ، ونادراً مايلاحظ النقص على الاعضاء القديمة . لاينتقل الكالسيوم من الانسجة القديمة الى الحديثة في النبات ، لذا فان الاوراق الحديثة والثمار تعتمد كليا على الكالسيوم المتاتي بالتدفق النتحي للخشب . ويؤدي نقص الكالسيوم في مرحلة نمو الثمار الى الاصابة بتعفن blossom-end في الطماطة والقلب البني في فستق الحقل . (Harris 1948).

هناك دلائل على ان حجم ثمارالحمظيات في ولاية فلوردا تتأثر بنقص الكالسيوم بالرغم من ان الجذور مجهزة بكميات كافية(Koch 1982)

المغنيسيوم Magnesium

يأتي منغيسيوم التربة اساساً من تجوية المعادن الاولية (مثل olivine و dolomite و hornblende ، serpentine و biotite . كما يوجد ايضاً في المعادن الثانوية (مثل الـ vermiculite و montmorillonite و illite . تكوين الترب الصحراوية عادة غنية بالـ $MgSO_4$ و dolomite ويوجد الكالسيوم في محلول التربة في حالة ممدصة على جزيئاتها مع الايونات الموجبة الاخرى .

وفي المعادن الاولية والثانوية . وبصورة عامة يكون المنغيسيوم حوالي ٤ ــ ٢٠ ٪ من سعة التبادل الايوني CEC, مقارنة مع ٨٠ ٪ كالسيوم و ٥٠ ٪ كالسيوم وكما هو متوقع يحل الالمنيوم Al بدل المنغنيسيوم في الترب الرطبة .

ويمتص المغنيسيوم بطريقتي الامتصاص الحيوي وغير الحيوي . وينتقل داخل النبات اساساً بالتدفق النتحي . الا ان المغنيسيوم اكثر انتقالاً في النبات من الكالسيوم ، فقد وجد منغيسيوم اكثر من الكالسيوم في اللحاء (نقل حيوي) بدراسات (Steucek and Koontz 1970) autoradiogram . تعتمد الثمار التي تكون في مرحلة التطور واعضاء الخزن على اعادة انتقال المغنيسيوم من الاوراق القديمة باللحاء .هذا وان اعراض النقص تتكون مقارنة مع الكالسيوم (McKently 1981)

يوجد المغنيسيوم في مركز جزئية الكلوروفيل ، وهو منغيسيوم ملتصق او كلابي Mg-chelate في البلاستيدة الخضراء . وهو ايضاً يلتصق مع الـ ADP, والـ ATP, والاحماض العضوية وبهذا فهو ضروري لمئات التفاعلات الانزيمية .

يكون المغنيسيوم جسراً بين الـ ATP وجزئية الانزيم وهو ضروري في عملية الفسفرة الضوئية photophosphoryla-tion في تفاعلات تمثيل وهدم التمثيل الضوئي وفي اكسدة الفسفرة في التنفس والمغنيسيوم عامل مرافق لعدد من الانزيمات التي تنشط تفاعلات الفسفرة في تحلل السكر وكذلك في دورة حامض الكربوكسيلك الثلاثي

وبما انه مطلوب لتنشيط انزيم tricarboxylic acid (Hewett and Smith 1975) RuBP carboxylase, لذا فان معدله يحدد عملية التمثيل الضوئي . يعتمد ايض النايتروجين وتمثيل البروتين على وجود المغنيسيوم ، ويعتقد انه يشجع تكوين الرايبوسومز ribosomes .

تظهر عادة اعراض نقص المغنيسيوم اولاً كاصفرار بين عروق الاوراق القديمة وقد يزداد ويؤثر على الاوراق الحديثة (Chapman 1966) . وهو كالبوتاسيوم ينتقل داخل النبات لحدما . الا انه لا يشابه الكالسيوم . وتتأثر الاوراق القديمة اولاً بنقصه . فقد وجد بان نقص المغنيسيوم يؤثر على مكونات البلاستيدات الخضراء للفاصوليا الحزمية (Thomson and Weier 1962) ، مسبباً انخفاض في عدد وحجم الكرانا grana ويبدأ الاصفرار على حافات وقمم الاوراق ثم يدخل الى الخلايا البرنكيمية للورقة ، وتبقى العروق خضراء . وفي حالات النقص الشديد للمغنيسيوم تموت الاوراق وتتاخر مرحلة التكاثر (McKently 1981) .

في الخلاصة المغنيسيوم يدخل في تركيب جزئية الكلوروفيل وينشط انزيمات التمثيل الضوئي والتنفس وضروري لتمثيل البروتين . وقابل للانتقال داخل النباتات من الاجزاء القديمة الى الحديثة . لذا فان اعراض نقصه تظهر اولاً على الاوراق القديمة كاصفرار الانسجة بين العروق .

تنشيط الانزيمات ونقل الالكترونات ENZYME ACTIVATION AND ELECTRON TRANSPORT

الحديد Iron.

يكون الحديد حوالي ٥ ٪ من قشرة الارض ويوجد في جميع ترب العالم . تعد سلكات المغنيسيوم الحديدية ferromagnesium silicates. المعادن الاولية لمصدر الحديد مثل الـ hematite, hornblende, augite, olivine وقد (Fe_2O_3), magnetite (FeO_4), and siderite $(FeCO_3)$.

يوجد الحديد في الـ lattices المعادن الثانوية (مثل المونتموريلنايت) .

تعطي معادن مغنيسيوم الحديد المعرضة لتجوية عالية اكاسيد hydrous Fe-oxides أن وجود هذه الاكاسيد مع الطين واكاسيد الالمنيوم تتركز في ترب lateritic (مثل Oxosols والتي عادة تسبب مشاكل خدمة كثيرة . ومن المحتمل ان جميع الترب تحوي على كميات كافية من الحديد . الا ان قابلية للذوبان التي تنظم بالدرجة الرئيسية بحموضة التربة قد تكون منخفضة للحد الذي يسبب نقص الحديد . وخاصة في الانواع والاصناف غير الكفوؤة في استخدام الحديد (شكل ٥ ــ ١٩) . وقد تنخفض قابلية الحديد للذوبان الف مرة لكل وحدة تغيير في الـ pH (Lindsay 1972a) كما هو موضح بالمعادلة التالية :

$$Fe^{3+} \text{(ايون)} \rightarrow Fe_2(OH)_3 \text{(صلب)}$$

تربة حامضية   تربة قلوية

في الترب سيئة الصرف . تكون صورة الحديد المختزل او الحديدوز (Fe^{2+}) forms هي السائدة وتزداد ميسورية الحديد حتى قد تصل الى درجة السمية (وتعرف بالـ *bronzing* في حقول الرز) .



شكل (٥ ـ ١٩) يوضح الاصفرار الناتج من نقص الحديد في نبات الشيلم (يسار) . والنمو الطبيعي للنباتات التي تعاني من نقص الحديد المضاف كمواد كلابية (يمين) .

يمتص الحديد في الغالب على صورة حديدوز Fe^{2+} ، بالرغم من وجد الحديدك Fe^{3+} ومركبات الحديد الكلابية Fe-chelates في منطقة الجذور . ان اختزل الحديد ضروري للامتصاص ، ومن المحتمل ان يكون مصدر الالكترون والسايتوكرومات والفلافينات flavins عند غشاء البلازما (Chaney et al. 1972). تؤثر وتنافس الايونات الموجبة الاخرى على امتصاص الحديد . حيث ان التهوية الجيدة والـ pH العالي وايونات الكالسيوم والفوسفات والنترات تقلل امتصاص الحديد بينما لاتؤثر ايونات الامونيوم عليه (Mengel and Kirkby 1979).

يدخل الحديد في مكونات انزيمات نقل الالكترونات مثل السايتوكرومات والفيرودوكسين ferredoxin, الفعالة في التمثيل الضوئي وتنفس الميتاكوندويا . كما انه يدخل في تكوين انزيمات الـ catalase والـ

peroxidase التي تساعد في تحلل الـ H_2O_2 الى H_2O و O_2 وبذلك تمنع سمية الـ H_2O_2 . والحديد جنباً مع المولبيدينم يدخل في تركيب nitrite reductase انزيما ت والـ **nitrate reductase** وانزيم النايتروجينيز المثبت للنايتروجين الجوي . وبالرغم من أن الحديد ليس جزءً من جزئية الكلوروفيل فهو يؤثر على مستوى الكلوروفيل بسبب انه يجب ان يتواجد لتكوين مركبات البلاستيدات الخضراء الاخرى . ويؤدي الحديد الى خفض عدد وحجم البلاستيدات الخضراء فقد وجد بان الكرانا والاغشية lamella تقل في البلاستيدات الخضراء في النباتات التي تعاني من نقص الحديد **(Stocking 1975)**

الحديد من العناصر التي لاتتحرك في النبات ولايعاد توزيعه بين اجزاء النبات . لقد لاحظ **Brown** في سنة ١٩٦١ اختلافات كبيرة بين تراكيب وراثية مختلفة في كفاءة امتصاص الحديد . ويؤدي نقص الحديد الى اصفرار النباتات (شكل ٥ ـ ١٩) . ويبدو انها مشكلة ايضية اكثر مما هي عملية امتصاص (Foy et al. 1977). تعتبر الانواع والاصناف التي تعزز كميات كبيرة من ايونات OH^- غير كفؤة في استخدام الحديد . ان محاصيل الحبوب والحشائش كالحنطة ذات افراز عالي لايون OH (Van Egmond and Aktas 1977) . ونباتات الطماطة الكفؤة في استخدام الحديد تفرز مختزلات مثل caffeic acid, تحت ظروف قلة الحديد وتؤدي الى تكوين وسط حامضي في منطقة الجذور يشجع اذابة الحديد (Olsen et al. 1981) .

تعتمد الاوراق حديثة العمر على الامتصاص الجديد للحديد . وقد يكون هناك تأثير قليل او معدوم لمركبات الحديد غير العضوية المضافة للتربة في تعديل النقص ماعدا المستويات العالية منها وذلك بسبب ان مثل هذه المركبات تتحول بسرعة الى صور غير ميسورة للنبات . وقد ادى استخدام الحديد بصورة حديدوز ($FeSO_4$) على الاوراق الى بعض النجاح . وكان التسميد بمركبات الحديد الكلابية كمحسنات للتربة او رش على الاوراق اكثر فعالية . هذا وان **Fe-EDTA** و Fe-montmorillonite clay اكثر فعالية من Fe-EDDHA لمعاملة الترب الملحية (Navrot and Banin 1976). ويرتبط نجاح رش $FeCl_3$ على الاوراق على عدد من انواع المحاصيل على عدد الثغور في الورقة والرش اثناء وجود الضوء وليس اثناء الليل واستعمال المواد المبلله **surfactants** (Edings and Brown 1967) .

المنغنيز .Manganese

تجهز معادن المنغنيز الحديدية الموجودة في التربة عنصري المنغنيز والحديد . والعنصرين متصاحبين معاً وان اكاسيدهما شائعة في الترب . ويتراوح محتوى المنغنيز لاغلب الترب من ٢٠٠ ـ ٣٠٠٠ جزء بالميلون .

وكمجموع فهي كمية كافية ، لكن ليس من الضروري ان يكون كافي على اساس المنغنيز الميسور . يوجد المنغنيز بالترب كايون ثنائي الشحنة Mn^{2+} divalent في محلول التربة بصورة متبادلة ، وتتواجد اكاسيد المنغنيز Mn^{3+} و Mn^{4+} بحالة توزان مع صور المنغنيز الاخرى . يسود ايون المنغنيز Mn^{2+} في الترب ذات الـ PH المنخفض . وفي وجود المواد الكلابية الطبيعية . وفي ظروف الاختزال مثل الغمر بالماء . وقد يؤدي الغمر بالماء كما في حقول الرز وبعض الترب ذات الـ pH المنخفض الى توليد منغنيز ذائب الى مستويات سامة . يمتص المنغنيز بطريقة الامتصاص الحيوي وقد يتنافس مع بعض الايونات الموجبة وخاصة مع الـ والـ هذا ويعتقد انه ينتقل داخل النبات بطريقة الانتقاال غير الحيوي . ينشط المنغنيز عدد من الانزيمات وخاصة تلك التي تشترك في تمثيل الاحماض الدهنية والنيوكلوتايدات . وضروري في التنفس والتمثيل الضوئي . وفي التمثيل الضوئي يتأكسد Mn^{2+} الى Mn^{3+} وينتقل الكترون واحد من الماء الى جزئية الكلوروفيل . وقد يحلل المنغنيز بدل المنغنيسيوم في بعض التفاعلات ، حيث ان كلاهما يستطيعان عمل جسراً بين الانزيمات (مثل انزيم phosphotransferase و phosphokinase).

كما ان المنغنيز ينشط انزيم اندول استيك اسيد (IAA) اوكسيديز الذي ينتج بتركيز اقل من الـ IAA في الانسجة . والمنغنيز كالحديد والمنغنيسيوم لايتحرك نسبياً . الا انه ينتقل تفضيلاً الى انسجة حديثة او انسجة مرستيمية . ولا تعتمد هذه الاجزاء على المنغنيز المنتقل من الاوراق القديمة . لذا فان اولى الاجزاء التي تظهر اعراض نقص المنغنيز هي الاوراق الحديثة وتكون على شكل بقع lesions . ويعد ١٠ جزء بالمليون حد حرج للمنغنيز في انسجة اوراق الذرة البيضاء الحديثة .(Ohki 1975)

ان الشوفان حساس لنقص المنغنيز . وتختلف اصناف فول الصويا كثيراً في تحملها نقص المنغنيز . على سبيل المثال . يعتبر الصنف 'Bragg' مقاوم بينما الصنف 'Forrest' حساس (Brown and Jones 1975) يحصل نقص المنغنيز عادة

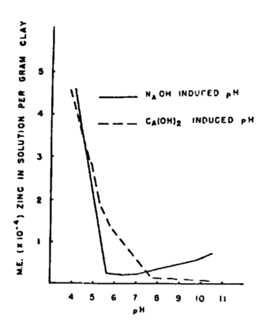
في الترب الملحية الخثه peat بسبب قلة جاهزيته في الـ pH العالي (شكل ٥ ـ ٤) وتثبيته بالاحياء الدقيقة . ويمكن تعريض نقص المنغنيز برش $MnSO_4$ على الاوراق او مركبات المنغنيز الكلابية (Mn-EDTA) . في ترب الـ Podzol المغسولة يكون المنغنيز فيها منخفض ويمكن تصحيحه بمعاملة التربة بـ $MnSO_4$ وهي طريقة فعالة .

النزنك .Zinc

يأتي الزنك في الترب من معادن مغنيسيوم الحديد augite و hornblende و biotite, والتي توجد في صخور basic igneou. كما انه يتواجد في المعادن الثانوية كالـ sphalerite ($ZnFe$) و zincite (ZnO), smithsonite ($ZnCO_3$).

وقد يتواجد كبريت الزنك Zinc sulfide في ظروف الاختزال . وكما هو الحال مع العناصر الموجبة الاخرى فان ايونات الـ Zn^{2+} و $ZnOH^{+}$ قد تحتل مناطق التبادل على غرويات التربة . وعموماً يوجد ارتباط موجب بين مستويات الزنك وزيادة المادة الجافة وارتباط سالب مع زيادة الـ pH (شكل ٥ ـ ١٠) (1957 (Thorne). ويتفاعل الزنك مع المادة العضوية ليكون مركبات زنك عضوية معقدة . ان حوالي ٦٠ ٪ من هذه المواد الكلابية ذائبة وتشكل المصدر الرئيسي للزنك في التربة (Hodgson et al. 1966) . ويرتبط جاهزية الزنك سلبياً مع ذوبان الفسفور (Terman et. al.1975). وجد Leggett في ١٩٥٢ (بعد Terman 1957) انخفاض مقداره ٣٠ ـ ٥٠ ٪ من محتوى الزنك في نباتات الذرة الصفراء المسمدة بحوالي ٣٠٠ كغم فسفور / هكتار . هذا وقد تم الحصول على نتائج مشابهة مع الحمضيات في كلفورينا والذرة الصفراء في نبراسكا .

يمتص البوتاسيوم اساساً كايون ثنائي الشحنة Zn^{2+} ومن المحتمل ان قسماً يمتص $ZnCl^{+}$ $ZnOH^{+}$. وقد وجد بان المنغنيز والحديد مضادة لامتصاص الزنك (Reddy et al. 1978)



شكل (٥ ـ ٢٠) تأثير الـ pH على الزنك في محلول معلق طين البينتونايت bentonite

لقد وجد بان الزنك ضروري للانزيمات في تمثيل التربتوفين tryptophan, الذي هو اصل (IAA) precusor (Nason 1958; Lindsay 1972b) .

يكون محتوى التربتوفين والاندول حامض خليك في النباتات التي تعاني من نقص الزنك قليل واورقها صغيرة وتسقط بوقت مبكر . ويكون الزنك ايضا انزيم carbonic anhydrase, الذي يساعد التفاعل التالي $H_2CO_3 \rightarrow H_2O + CO_2$.

الزنك والنحاس يكونان انزيم superoxide dismutase, الذي يستطيع فصل جزئية الاوكسجين . في فول الصويا يؤدي مستوى الزنك الاقل من المستوى الحرج ١٢ مايكروغرام / غرام في الورقة الثالثة (من القمة) الى تقليل التمثيل الضوئي وفعالية انزيم carbonic anhydrase (Ohki 1978) .

وقد سبب نقص الزنك انخفاض تمثيل RNA. وثبات الرايبوسوم (Prask and Ploke 1971) وتكون الاعراض المرئية الاولى في فول الصويا اوراق صغيرة الحجم يتبعها اصفرار الاوراق الحديثة (Kapur and Gangwar 1975) .
يؤدي النقص الكامل للزنك الى اصفرار بدائي للبرنكيما بين عروق الاوراق . ثم اعاقة نمو الورقة واخيرا موتها . ويمكن تصحيح نقص الزنك برش الاوراق او معاملة التربة بمركبات الزنك الكلابية . ويفضل استعمال Zn-EDDHA على الترب

الملحية بسبب ان الكالسيوم يحل بدل الزنك في المعقد. لقد اضيف $ZnSO_4$ بنجاح بمعدل ٤ ـ ٥ كغم / هكتار كل ٥ ـ ٨ سنوات . ويعد معاملة الترب حول اشجار الثمار مثل الجوز الامريكي pecan والبرتقال تطبيق شائع الاستعمال . ويؤدي استخدام الكلس Lim.e الى تصحيح نقص الزنك في الجت الا انه يولد نقص البورن B (Brown and Graham 1978). وتختلف اصناف الذرة الصفراء في استجابتها للزنك (Safaya and Gupta 1979), وتعد فول الصويا اكثر كفاءة في استخدام الزنك من الذرة الصفراء . لاتوجد علاقة بين نقص الزنك وامتصاصة من التربة . بل ان نسبة الفسفور الى الزنك هي العامل المؤثر على ذلك ، بسبب تنافس الفسفور مع الزنك في العمليات الايضية .(Mengel and Kirkby 1982).

البورون Boron

يشتق البورون من المعادن الرئيسية مثل سيليكات البورون . ويوجد في محلول التربة بمستويات قليلة جدا كحامض البوريك او البوريت borate (HBO_3) ويمدص على جزيئات التربة كبوريت .

قد تحوى الترب المتكونة من الصخور الرسوبية sedimentary rock مثل الـ shales على ١٠٠ جزء بالمليون بورون B مقارنة مع ١٥ جزء بالمليون في ترب مكونة من الصخور البركانية igneous rocks (Taylor 1964) ويعد نقص البورون اكثر انتشاراً من نقص العناصر الصغرى الاخرى (Gupta 1979) .

وتؤدي زيـادة pH التربة الى خفض كمية البوريت الممتص هذا وتكون جاهزيته قليلة في الترب القلوية ذات pH (٧ ـ ٩) . ويؤدي استخدام كميات كبيرة من الكلس احيانا الى نقص البورون كما هو الحال مع الجت .

ويعتقد بان امتصاص البورون مرتبط بحامض البوريك . ويبدو انه يتم اساساً كامتصاص غير حيوي . وذلك بناء على ملاحظة وجود معقدات بـورون السكريات العديدة B-polysaccharide complexes في الفضاء الحر . هذا علاوة على وجود كمية قليلة من النقل الحيوي للبورون التي تم توضيحها من قبل Bowen و Nissen سنة ١٩٧٦) يكون الانتقال غير الحيوي خلال التدفق النتحي . والبورون غير قابل للحركة نسبياً داخل النبات . لذا فان الاعضاء الحديثة تعتمد على الامتصاص الجديد .

يعتقد بان البورون يؤثر على تكوين الخلايا بتنظيمه انتقال السكر وتكون السكريات العديدة . وتعزى له وضيفة اخرى وذلك باتحاده مع الموقع النشط للفسفرة لتثبيط تكوين النشاء . والذي بدورة يمنح بلمرة السكر الزائد على مواقع تمثيل السكر . كما ويبدو بان البورون قد يحدد فيما اذا كان السكر يتحلل لاطلاق الطاقة خلال مسارا الكلايكولي (انشطار السكر glycolytic او خلال دورة فوسفات البنتوز pentose phosphate shunt,) ان كلا المسارين لتحلل السكريولدان حامض البيروفيك pyruvic acid ..

ان متطلبات النبات من البورون والكالسيوم تتم بالتعاون معاً . وهذا يوضح بان البورون كالكالسيوم يحتاجه النبات في تكوين جدران الخلايا وايض المواد البكتينية . انه لمن المشوق معرفة ان عدد من الامراض الفسيولوجية (امراض غير جرثومية (nonpathogenic) مثل القلب البني brown heart في اللفت وتعفن القلب heart rot في البنجر والتفاف الاوراق في البطاطا (جميعها تشير الى مشاكل تكوين جدران الخلايا) قد اعزيت الى نقص البورون . لم يؤثر استخدام مدى واسع من مستويات التسميد بالبورون على النمو الخضري للذرة الصفراء . الا ان النورة الذكرية للنباتات التي تعاني من نقص البورون لم تعطي حبوب لقاح حية . اضافة الى ان الحريرة لم تكن قادرة على استلام حبوب اللقاح الماخوذة من نباتات مسمدة جيداً بالبورون (Vaughan 1977) . وقد ادى نقص البورون في نباتات fenugreek الى فشل التزهير والتكاثر وتكوين تركيب بشكل الوردة (تورد rosetting) . وتكوين اوراق صغيرة واصفرار النبات (Molgarrd and Hardman 1980) وعادة يتم تصحيح نقص البورون باضافة خليط من سماد البوريت نثراً بمقدار ٠،٥ ـ ٣ كغم / هكتار اورش الاوراق بمعدل ٠،١ ـ ٠،٥ كغم / هكتار او إضافته في خطوط بمعدل ٢ كغم / هكتار (Gupta 1979).

جدول (٥ ـ ٥) امتصاص العناصر الاساسية من التربة ودورها في النبات .

العنصر	الشكل الممتص	كمية العنصر في التربة (كغم / هكتار) (قيمة تقديرية)*	كمية العنصر الجاهزة كغم / هكتار (قيمة تقديرية)*	كمية العنصر النسبية المطلوبة في محلول التربة (جزء بالمليون)**	دور العنصر في النبات
النتروجين (N)	NO_3^- NH_4^+	٤٠٠٠	١ ـ ٥٠	١٠٠ ـ ٢٠٠	احماض امينية / تمثيل البروتين / احماض نووية
الفسفور (P)	$H_2PO_4^-$ HPO_4^{2-}	١٢٠٠	٠,٠١ ـ ٠,١٠	٦٣	استخدام الطاقة من الغذاء المخزون
الكبريت (S)	SO_4^{2-}	٨٠٠	١ ـ ١٠	٣٢	مجاميع (S - H)
البوتاسيوم (K)	K^+	٥٠,٠٠٠	٥ ـ ١٥	٢٠٠	أنزيم Hexokinase
الكالسيوم (Ca)	Ca^{2+}	١٥,٠٠٠	١٠ ـ ١٠٠	١٢٠	بكتات الكالسيوم
المغنيسيوم (Mg)	Mg^{2+}	٦,٠٠٠	٥ ـ ٥٠	٢٤	الكلوروفيل / التنفس
الحديد (Fe)	Fe^{2+}	٥٠,٠٠٠	أثر ضئيل	٥,٦	السايتوكرومات / الفيرودوكسين
المنغنيز (Mn)	Mn^{2+}	١,٦٠٠	أثر ضئيل	٠,٦	تكوين الاحماض الامينية
البورون (B)	BO_3^{3-}	١٠٠	أثر ضئيل	ـ	من المحتمل انتقال السكريات
النحاس (Cu)	Cu^{2+}	٥٠	أثر ضئيل	٠,٠٢	اختزال النترات
الزنك (Zn)	Zn^{2+}	٥٠	أثر ضئيل	٠,٠٧	انزيم Dehydrogenases
الموليبدنيم	MoO_4^{2-}	أثر ضئيل	أثر ضئيل	٠,٠١	انزيم Nitrate reduction
الكلور (Cl)	Cl^-	اثر ضئيل	أثر ضئيل	ـ	الفسفرة الضوئية

* من جامعة ايوا الرسمية ١٩٦٥ .

** من Schrenk and Frazer 1964 .

النحاس Copper

يوجد النحاس في المعادن الاولية والثانوية . الا انه يتواجد بالدرجة الرئيسية في المركبات العضوية المعقدة . ويوجد النحاس في التربة كايون متبادل على جزيئات التربة وبكميات قليلة في محلول التربة . ويكون النحاس الممدص مربوط بقوة على الجزئيات . وقد يحل بدله لحد معين ايونات موجبة اخرى . ولهذا السبب يتم التغلب على نقص النحاس باستخدام مركبات النحاس الكلابية (المغلفة) Cu-chelates وعادة يكون النحاس الكلي في التربة اقل من ٥٠ جزء بالمليون وهو يغسل بسهولة لذا فان الترب الرملية يكون محتواها من النحاس منخفض في ولاية فلوردا . يصاحب نقص النحاس الترب العضوية لذا فان حاصل الخيار الناتج من الترب الرملية المزيجية الناعمة يزداد بمقدار الضعف عند اضافة ٢,٢٤ كغم / هكتار $CuSO_4$ ويزداد أكثر من ذلك باضافة ٨,٩٨ كغم / هكتار - CuSO4 (1980 (Navarro and Locascio 1980)· ادى اضافة الكلس Lime الى نقص النحاس في حقول الجت في الترب الحامضية ذات pH (٣,٥) وقد تم تصحيحه باضافة النحاس (Brown and Graham 1978) . يتراوح محتوى اغلب النباتات من النحاس من ٢ ــ ٢٠ جزء بالمليون (Mengel and Kirkby 1979) .

للنحاس دوراً مهماً في التمثيل الضوئي . وكونه جزءاً من انزيم البلاستوساينين plastocyanin في البلاستيدات الخضراء الذي يسهام في نظام نقل الالكترونات بين النظام الضوئي الاول والثاني ــ ان اغلب النحاس في النبات يتواجد في العضيات organelles . والنحاس جزأ من عدد من انزيمات الاكسدة مثل ascorbic acid oxidase و polyphenol oxidase وكما سبق ذكره فان النحاس والزنك تتواجد في انزيم superoxide dismutase الذي يستطيع فصل الاوكسجين في الاحياء اللاهوائية . وهو عامل مرافق لتمثيل بعض الانزيمات .

تكون بعض المحاصيل مثل الشوفان حساسه لنقص النحاس . ففي مرحلة التفرعات تصبح قمة الاوراق بيضاء وتلتوي وتعطي مظهر شيجيري bushy . هذا وقد يفشل النبات في تكوين السنابل والبذور وفي الاشجار المثمرة يتوقف نمو الافرع القمية او العلوية وقد تموت في موسم الصيف . وتختلف الانواع والاصناف في تحملها لنقص النحاس . فمثلاً نباتات فول الصويا ذات تحمل عالي لنقص النحاس

وقد تصبح الترب التي ترش بالنحاس مرات عديدة سامة . مثلا الرش بخليط Bordeaux . الا ان اغلب الترب تكون ذات تنظيم عالي ضد النحاس الحر بكميات كافية ليصبح سام وذلك عن طريق امدصاص النحاس بشدة ويمكن التخلص من اعراض نقص النحاس باضافة مواد نحاس كلابية (مغلقة) مثل Cu-
(diethyltriaminepentacetate) DTPA

الموليبدينم Molybdenum

ياتي الموليبدينم من تجوية المعادن التي تشمل على (المختزل) ومركبات الاوكسجين المعقدة oxycomplexes مثل $Ca\text{-}MoO_4$ والاشكال المتميئة hydrated forms. يمتص الموليبدينم كايون سالب ثنائي الشحنة (MoO_4^{2-}) ويتواجد بتراكيز منخفضة في محلول التربة ٢ × ١٠-٨ ـ ٨ × ١٠-٨ مولر (Lavy and Barber 1964). إن معدل ماتحويه الترب الزراعية من الموليبدينم هو ٢ جزء بالمليون (Swaine 1955). ويحصل نقص الموليبدينم عند تراكيز اقل من واحد جزء بالمليون في سواحل أيفري Ivory (Eschbach 1980) والمستوى الحرج في الورقة رقم ١٧ لنخيل الزيت هو ٠.١ ـ ١ جزء بالمليون .

تزداد جاهرية الموليبدينم بزيادة الـ pH (شكل ٥ ـ ٤) . لذا فان جاهريته تزداد بأضافة الكلس . وهناك قول في استراليا « اونس واحد من الموليبدينم يعادل طن من الكلس » يشير هذا القول الى ان كمية سماد الموليبدينم القليلة المضافة الى المراعي تساوي في فعاليتها على تشجيع النمو طن من الكلس بالهكتار . تقدم الاحياء في الترب ذات المحتوى العالي من المادة العضوية على تثبيت الموليبدينم وهو سريع الغسل لذا فان ترب الـ Podzols قد تصبح فقيرة في محتواها من الموليبدينم .

الاستخدام الوحيد للموليبدينم هو في انزيمات nitrite reductase و nitrate reductase حيث يعمل حامل للالكترونات بين حالة الاكسدة والاختزال . وتشمل اعراض نقص الموليبدينم على مرض الذيل السوطي whiptail والموت الرجعي dieback على القرنابيط والبروكلي broccoli . ويحدث احيانا اصفرار بين العروق . ولم يكن بالامكان حصول اعراض نقص مرئية على نخيل الزيت في مزارع العناصر الغذائية (Eschb-

ach 1980) . ويمكن تصحيح نقص الموليبدينم باضافة الكلس الى التربة او باضافة Na_2MoO_4 .

الكلور Chlorine.

يعد الكلور اكثر الايونات السالبة تواجداً في الطبيعة وقد يكون بمستويات عالية جدا في المناطق القريبة من البحر . والاراضي المتكونة على البحيرات . والاراضي المغسولة قليلاً في المناطق الجافة والاراضي المروية في المناطق الجافة . ان محتوى البحر من كلوريد الصوديوم عالي للحد الذي يمنع نموالنباتات الراقية. وقد تحصل النباتات على كمية كافية من الكلور من غاز الكلور في الجـو (1957 Johnson et al. 1957)ويزداد مصدر الكلور هذا معنويا قرب البحر . ويمتص الكلور في التربة بغرويات التربة كايون سالب Cl^- وقد اوضح Hoagland سنة ١٩٤٤ بان النباتات تستطيع امتصاص الكلور بتركيز اضعاف تركيزه في المحلول الخارجي ، مشيرا بذلك الى انه يمتص بطريقة الامتصاص الحيوي . ويكون التراكم الطبيعي للكلور فيالفجوة ويصبح غشاء الفجوة tonoplast العامل المحدد لمعدل الانتقال (Cram 1973) . تُنافس الايونات السالبة الاخرى امتصاص الكلور وخاصة ايون الـ NO_3^- ولا ينتقل الكلور في النبات ويتراكم في الاجزاء القديمة .

ولا يدخل الكلور في مكونات اي مادة أيضية معروفة . ولكن وجد بانه ضروري في تحرر الاوكسجين في النظام الضوئي الثاني Salisbury and Ross 1978, وتظهر اعراض النقص اولاً كذبول الاوراق التي تصبح صفراء اللون او صفراء داكنه وهناك تساؤل حول دورالكلور في تقليل الاضطجاع ، حيث لوحظ تقليل اضطجاع النباتات عندما سمدة بسماد KCl . ولا توجد فائدة للكلور في تقليل اضطجاع نباتات الذرة الصفراء عند مقارنة الـ KCl و NH_4Cl وقد استنتج بان تقليل الاضطجاع ناجم من الفوائد الحاصلة من البوتاسيوم (Liebhardt and Munson 1976) ونادراً ماتحتاج الترب الى تصحيح نقص الكلور وذلك بسبب الكميات الكافية المتاتية في الهواء والمطر وفضلات الحيوانات .

الخلاصة

تحتاج جميع نباتات المحاصيل الى ستة عشر عنصراً هي C, H, O, N, S, P, K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, B, Mn, Mo, كما يحتاج الرز والقصب السكري وبعض انواع الحشائش الاخرى الى السيليكون وتحصل النباتات على العناصر الثلاثة الكاربون والهيدروجين والاوكسجين من الهواء او الماء وهي تشكل حوالي ٩٥ ٪ من النباتات . ويتم الحصول على العناصر المعدنية من تجوية المعادن الاولية والثانوية في التربة ومن التحلل الحيوي للمادة العضوية ومن الغازات في الجو SO_2 و Cl . واحيانا تعاني التربة الاصلية من نقص تجهيز احد العناصر الضرورية اكثر لذا فان اضافة الاسمدة التجارية ضروري للانتاج الاقتصادي . وتعاد عناصر النبات الى التربة عند ارجاع اجزاء النبات اليها .

وعادة تكون كميات قليلة من العنصر جاهزة في محلول التربة وكمية كبيرة ممدصه على جزيئات التربة الناعمة بحالة تبادل وتكون جزيئات جاهزة . وكميات كبيرة جداً من الضروري ان تكون غير جاهزة كمعادن ومركبات عضوية في مكونات التربة . ترتبط جاهزية اغلب العناصر لدرجة كبيرة بحموضة التربة pH وليس بالكمية الكلية لذلك العنصر . ان الكمية المطلوبة من العناصر

الصغرى قليلة فهي تساوي واحد من ميلون من حاجة بعض العناصر الكبرى مثل الكاربون . وليس من الضروري التسميد بالعناصر الصغرى ماعدا بعض الترب العضوية والرملية .

تمتص العناصر كايون بواسطة الجذور سواءً من محلول التربة او التبادل بواسطة الاتصال المباشر contact exchange ويمكن امتصاصها وانتقالها بطريقتي الحيوي وغير الحيوي . والانتقال اما ان يكون عبر الانسجة الميتة او الحية او كلاهما اعتماداً على العنصر المعدني وتركيزه وينحصر انتقال الكالسيوم في الانسجة الميتة .

يعد النايتروجين العنصر الاكثر تحديداً لانتاج المحاصيل ماعد المحاصيل البقولية المكونة جيدا للعقد الجذرية . وغالباً مايحدد مستوى الحاصل . واضافة للماء فان النايتروجين يعد العامل الرئيسي المجهز على نطاق الانتاج العالمي . وقد

يحصل نقص شديد للفسفور لانتاجية المحاصيل وخاصة في الترب الحامضية والترب التي يكون تسميدها قليل او بدون تسميد. والفسفور لايفقد من التربة كالنايتروجين بالغسل وعكس النترجة. ويتحرك كلا العنصرين النايتروجين والفسفور ويعاد انتقالها داخل النبات من الاجزاء القديمة الى الحديثة، لذا فان اعراض النقص تحصل اولاً في اجزاء النبات القديمة. وقد يكون البوتاسيوم محدداً لانتاجية المحاصيل وخاصة في الترب الرملية. وتحوي الترب الطينية او ذات النسجة الناعمة كميات كبيرة من البوتاسيوم المتبادل. ويمتص البوتاسيوم بصورة رئيسية في مرحلة النمو الخضري وعندما يكون متوفر بكميات كبيرة فيكون تواجده ترفي luxury . وهو ذو حركة عالية داخل النبات لذا فان اعراض نقصه تظهر اولا على الاجزاء القديمة (تبقع حافات الاوراق السفلية) . والبوتاسيوم ليس مكون لاي من مركبات النبات الايضية المعروفة بالرغم من حاجة النبات الكبيرة له للنمو الطبيعي. ويدخل المغنيسيوم في جزئية الكلوروفيل وعامل مرافق للانزيمات المستخدمة في تفاعلات الفسفرة. وهو ينتقل بين اجزاء النبات لذا فان اعراض نقصه تظهر اولا كاصفرار بين عروق الاوراق القديمة. ومن جهة اخرى نجد ان الكالسيوم غير قابل للانتقال بين اجزاء النبات المختلفة. ويؤدي الكالسيوم الى نمو غير طبيعي للثمار والبراعم الجانبية والى موتها. يتطلب فستق الحقل الكالسيوم في منطقة الثمار وتمتص القرنات الكالسيوم بمعزل عن الجذور.

يحتاج النبات الى كميات قليلة جداً من العناصر الصغرى الميسورة وهي عادة تكون كافية لانتاج المحاصيل. الا ان الترب ذات الـ pH العالي والواطىء والترب العضوية والرملية تعاني من نقص بعض العناصر الصغرى اعتماداً على المحصول. وتكون بعض التراكيب الوراثية اكثر تحملاً لنقص أو سمية العناصر الاخرى. وتدخل العناصر الصغرى في مكونات الانزيمات او انها تكون منشطة لها. وان اغلبها ينتقل داخل النبات من الاجزاء القديمة الى الحديثة. الا ان البورون لاينتقل لذا فان نقصه يسبب نمو غير طبيعي للانسجة الحديثة مشابهاً لتلك التي يسببها نقص عنصر الكالسيوم.

References المصادر

Aboulroos, S. A., and N. E. Nielsen. 1979. Acta Agric. Scand. 29:326–36.
Allaway, W. H. 1968. In Advances in Agronomy, vol. 20, ed. A. G. Norman. New York: Academic Press.
Arnon, D. I., and Stout, P. R. 1939. Plant Physiol. 14:371–75.
Arnon, I. 1974. Mineral Nutrition of Maize. Bern-Warblaufen: International Potash Institute.
Barber, S. A., and R. A. Olson. 1968. In Changing Patterns in Fertilizer Use, ed. L. B. Nelson et al. Madison, Wis.: Soil Science Society.
Blevins, D. G., A. J. Hiatt, R. H. Lowe, and J. E. Leggett. 1978. Agron. J. 70:393–96.
Bonner, J., and J. E. Varner. 1965. Plant Biochemistry. New York: Academic Press.
Bouma, D. 1967. Aust. J. Biol. Sci. 20:613–21.
Bowen, J. E., and P. Nissen. 1976. Plant Physiol. 57:353–57.
Boyer, T. C., A. B. Carlton, C. M. Johnson, and P. R. Stout. 1954. Plant Physiol. 29:526–32.
Brown, J. C. 1961. Adv. Agron. 13:329–69.
______. 1977. Agron. J. 69:399–404.
Brown, J. C., and W. E. Jones. 1975. Agron. J. 67:468–72.
Brown, J. C., and J. H. Graham. 1978. Agron. J. 70:367–73.
Brownell, P. F. 1965. Plant Physiol. 40:460–68.
Brownell, P. F., and C. J. Crossland. 1975. Plant Physiol. 49:794–97.
Chaney, R. L., J. C. Brown, and L. O. Tiffin. 1972. Plant Physiol. 50:208–13.
Chapman, H. D. 1966. Diagnostic Criteria for Plants and Soils. Berkeley: University of California, Division of Agricultural Science.
Chapman, M. A., and J. Keay. 1971. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 11:223–28.
Cram, W. J. 1973. Aust. J. Biol. Sci. 26:757–79.
Crapo, N. L., and H. J. Ketellapper. 1981. Am. J. Bot. 68:10–16.
Deckard, E. L., and R. H. Busch. 1978. Crop Sci. 18:289–93.
Dibb, D. W., and L. F. Welch. 1976. Agron. J. 68:89–94.
Eddings, J. L., and A. L. Brown. 1967. Plant Physiol. 42:15–19.
Edwards, J. H., and S. A. Barber. 1976. Agron. J. 68:17–19.
Egli, D. B., J. E. Leggett, and W. G. Duncan. 1978. Agron. J. 70:43–47.
Elawad, S. H., G. J. Gascho, and J. J. Street. 1982. Agron. J. 74:481–84.

Epstein, E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. New York: Wiley.
Eschbach, J. M. 1980. Oleagineux 35:291–94.
Evans, H. J., and G. J. Sorger. 1966. Annu. Rev. Plant Physiol. 17:47–76.
Farley, R. F., and A. P. Draycott. 1975. J. Sci. Food Agric. 26:385–92.
Fisher, J. D., D. Hanson, and T. K. Hodges. 1970. Plant Physiol. 46:812–14.
Forde, S. C. 1976. Trop. Agric. 54:273–79.
Fox, R. L. 1976. Agron. J. 68:891–96.
Foy, C. D., P. W. Voigt, and J. W. Schwartz. 1977. Agron. J. 69:491–96.
Gaines, T. P., and S. C. Phatak. 1982. Agron. J. 74:415–18.
Gauch, H. G. 1972. Inorganic Plant Nutrition. Stroudsburg, Pa.: Dowden, Hutchinson and Ross.
Gupta, U. C. 1979. Adv. Agron. 31:273–307.
Hafez, A. A. R., P. R. Stout, and J. E. DeVay. 1975. Agron. J. 67:359–61.
Hall, S. M., and D. A. Baker. 1972. Planta 106:131–40.
Harris, H. C. 1948. Plant Physiol. 23:150–60.
Haynes, R. J. 1980. Bot. Rev. 46:75–99.
Haynes, R. J., and K. M. Goh. 1978. Biol. Rev. 53:465–510.
Hepper, C. M. 1976. Crop Sci. 18:584–87.
Hewett, E. J., and T. A. Smith. 1975. Plant Mineral Nutrition. London: English University Press.
Hoagland, D. R. 1944. Lectures on the Inorganic Nutrition of Plants. Waltham, Mass.: Chronica Botanica.

Hodgson, J. F., W. L. Lindsay, and J. F. Trierweiler. 1966. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30:723–26.
Humble, G. D., and T. C. Hsiao. 1969. Plant Physiol. 44 [Suppl.]:21.
Iowa State University. 1965. Cooperative Extension AG-26.
Jenny, H., and R. Overstreet. 1939. Soil Sci. 47:257–72.
Johnson, C. M., P. R. Stout, T. C. Broyer, and A. B. Carlton. 1957. Plant Soil 8:337–53.
Jurinok, J. J., and O. W. Thorne. 1955. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 19:446–48.
Kapur, O. C., and M. S. Gangwar. 1975. Indian J. Agric. Sci. 45:559–60.
Koch, K. 1982. Private communication.
Lavy, T. L., and S. A. Barber. 1964. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28:93–97.
Leggett, J. E., and D. B. Egli. 1980. In World Soybean Conference II, ed. F. T. Corbin. Boulder, Colo.: Westview.
Liebhardt, W. C., and R. D. Munson. 1976. Agron. J. 68:425–26.
Liebhardt, W. C., and T. J. Murdock. 1965. Agron. J. 57:325–28.
Lindsay, W. L. 1972a. In Micronutrients in Ågriculture. Madison, Wis.: Soil Science Society of America.
______. 1972b. Adv. Agron. 24:147–86.
McDaniel, M. E., and D. J. Dunphy. 1978. Crop Sci. 18:136–38.
McElhannon, W. S., and H. A. Mills. 1978. Agron. J. 70:1027–32.
McKently, A. H. 1981. M.S. thesis, University of Florida, Gainesville.
Marschner, H. 1971. In Potassium in Biochemistry and Physiology. Bern: International Potash Institute.
Mengel, K., and E. A. Kirkby. 1982. Principles of Plant Nutrition. 3d ed. Bern: International Potash Institute.
Molgaärd, P., and R. Hardman. 1980. J. Agric. Sci. [Camb.] 94:455–60.
Nason, A. 1958. Soil Sci. 85:63–77.
Navarro, A. A., and S. J. Locascio. 1980. Soil Crop Sci. Soc. Fla. 39:16–19.
Navrot, J., and A. Banin. 1976. Agron. J. 68:358–61.
Neyra, C. A., and R. H. Hageman. 1975. Plant Physiol. 56:692–95.
Ohki, K. 1975. Agron. J. 67:30–32.
______. 1978. Crop Sci. 18:79–82.
Okuda, O., and E. Takahashi. 1964. In The Mineral Nutrition of the Rice Plant. Baltimore: International Rice Research Institute and the Johns Hopkins University Press.

Olsen, R. A., R. B. Clark, and J. H. Bennett. 1981. Am. Sci. 69:378–84.
Omar, M. A., and T. El Kobbia. 1966. Soil Sci. 101:437–40.
Pierre, W. H., J. Meisinger, and J. R. Birchett. 1970. Agron. J. 62:108–12.
Pitman, M. G. 1977. Annu. Rev. Plant Physiol. 28:71–88.
Prask, J. A., and D. J. Plocke. 1971. Plant Physiol. 48:150–55.
Ram, L. C. 1980. Plant Soil 55:215–24.
Reddy, K. R., M. C. Saxena, and U. R. Pal. 1978. Plant Soil 49:409–15.
Rice, E. L., and S. K. Pancholy. 1973. Am. J. Bot. 60:691–702.
Russell, R. S., and D. A. Barber. 1960. Annu. Rev. Plant Physiol. 11:127–40.
Safaya, N. M., and A. P. Gupta. 1979. Agron. J. 71:132–36.
Salisbury, F. B., and C. W. Ross. 1978. Plant Physiology. 2d ed. Belmont, Calif.: Wadsworth.
Schrenk, W. G., and J. C. Frazier. 1964. Plant Food Rev., Fall 1964.
Shrift, A. 1969. Annu. Rev. Plant Physiol. 20:475–94.
Steucek, C. G., and H. V. Koontz. 1970. Plant Physiol. 46:50–52.
Stocking, C. R. 1975. Plant Physiol. 55:626–31.
Swaine, D. J. 1955. Soil Sci. Tech. Comm., no. 48. York, Eng.: Herald.
Taylor, S. R. 1964. Geochim. Cosmochim. Acta 28:1273–86.
Terman, G. L., P. M. Giordano, and N. W. Christensen. 1975. Agron. J. 67:782–84.
Thomson, W., and T. E. Weier. 1962. Plant Physiol. 37:xi.
Thorne, W. 1957. In Advances in Agronomy, vol. 9, ed. A. G. Norman. New York: Academic Press.

Troughton, A. 1977. Ann. Bot. n.s. 41:85–92.
Truog, E. 1961. In Mineral Nutrition of Plants, ed. E. Truog. Madison, Wis.: University of Wisconsin Press.
Tucker, B. B. 1981. Personal communication.
Van Egmond, F., and M. Aktas. 1977. Plant Soil 48:685–703.
Vaughan, A. K. F. 1977. Rhod. J. Agric. Res. 15:163–70.
Viets, F. G. 1944. Plant Physiol. 19:466–80.
Viets, F. G., C. E. Nelson, and C. L. Crawford. 1954. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 18:297–301.
Warren, H. L., D. M. Huber, D. W. Nelson, and O. W. Mann. 1975. Agron. J. 67:655–60.
Westermann, D. T. 1975. Agron. J. 67:265–68.
Wiklander, L. 1954. Forms of Potassium in the Soil. Bern: International Potash Institute.
Williams, L. M., and G. S. Miner. 1982. Agron. J. 74:457–62.
Williams, M. C. 1960. Plant Physiol. 35:500–505.
Wolf, D. D., E. L. Kimbrough, and R. E. Blaser. 1976. Crop Sci. 16:292–94.
Worley, R. E., R. E. Blaser, and G. W. Thomas. 1963. Crop Sci. 3:13–16.
Yoshida, S., Y. Onishi, and K. K. Tagishi. 1959. Soil Plant Food [Tokyo] 5:127–33.



تثبيت النايتروجين بايولوجيا

Biological Nitrogen fixation

يعد النايتروجين العامل الرئيسي المحدد لانتاج المحاصيل . وتحوي المادة الجافة الكلية للنبات ١ ـ ٢ ٪ نايتروجين وقد يصل الى ٤ ـ ٦ ٪ . اما بالنسبة للكمية المطلوبة من النايتروجين للانتاج فانه ياتي بالمرتبة الرابعة من بين الستة عشر من العناصر الاساسية .

وعموماً لا يوجد نقص في عنصر النايتروجين في اي مكان . ويشكل النايتروجين ٧٩ ٪ من هواء الغلاف الجوي التي تكون اطناناً من النايتروجين فوق كل هكتار . ومن المؤسف ان غاز النايتروجين N_2 خامل او غير فعال نسبياً وهو غير ميسور للنباتات . وتحوي الترب الرسوبية والصخور على كميات من النايتروجين اكثر من احتواء الغلاف الجوي . الا ان هذا النايتروجين غير متيسر للنبات ابضاً حتى يتحلل بواسطة التجوية weathering . هذا ويكون النايتروجين غير العضوي في حالة ايونات NH_4^+ و NO_3^- متيسر للنباتات الراقية فقط . وتستطيع بعض البكتريا والاكينومايسينات actinomycetes والطحالب الخضراء المزرقة blue-green algae (Cyanobacteria) وهي النباتات الحية المعروفة في استعمالها لغاز النايتروجين N_2 . ان فعالية تثبيت النايتروجين لهذه الاحياء ضروري الى توازن النايتروجين على سطح الكرة الارضية بسبب ان اشكال النيتروجين المثبتة معرضة للفقد بصورة مستمرة بعملية عكس النترجة denitrification والغسل leaching (جدول ٦ ـ ١) .

جدول (٦ ـ ١) تثبيت وفقد النايتروجين في توازن النيتروجين الارضي .

	المساحة (هكتار×١٠^٦)	النيتروجين المثبت كغم / هكتار / سنة	طن متري بالسنة ×١٠^٦
التثبيت البايولوجي			
البقوليات	٢٥٠	٥٥ ـ ١٤٠	١٤ ـ ٣٥
غير البقوليات	١٠١٥	٥	٥
حقول الرز	١٣٥	٣٠	٤
الترب والنباتات الاخرى	١٢٠٠٠	٢٥ ـ ٣٠	٣٠ ـ ٩٥
البحار	٣٦٠٠٠	٠,٣ ـ ١	١٠ ـ ٣٦
التثبيت الصناعي			٣٠
			٧,٦
اضافة الحرائق			٠,٢
عكس النيتروجين في الارض	١٣٤٠٠	٣	٤٣
البحار	٣٦١٠٠	١	٤٠
الفقد بالترسيب			٠,٢

المصدر 1974 . Quispel

كانت الزراعة معتمدة دائماً وبصورة كبيرة على النيتروجين المنتج بواسطة الاحياء المثبتة للنايتروجين الجوي لانتاج المحاصيل . ويعد تعايش بكتريا الرايزوبيم Rhizobium مع النباتات البقولية العائلة اهم حالات التعايش وتثبيت النيتروجين . وتستطيع هذه التعايشات تثبيت ١٠٠ كغم / هكتار نتروجين في الموسم واحياناً تصل هذه الكمية المثبتة الى ثلاث اضعاف . وهو اكثر بكثير من النيتروجين المثبت في الانظمة البايولوجية الاخرى (جدول ٦ ـ ٢) . وللنباتات البقولية ميزتين مهمتين على المحاصيل الاخرى هي : (١) انها ذاتية التغذية autotrophic بالنسبة للنيتروجين والكاربون (لا يحتاج التعايش الى النيتروجين في وسط النمو) . (٢) تضيف البقوليات نتروجين الى المحاصيل التي تعقبها وفي النظام البيئي الطبيعي (الغابات واراضي الحشائش) تعد البكتريا المثبتة للنايتروجين حرة المعيشة وبعض التعايشات التي تثبت النيتروجين اكثر اهمية من البقوليات في توازن النيتروجين .

جدول (٦ ـ ٢) تقدير لكمية النتروجين المثبت بواسطة البقوليات.

المحصول البقولي	تقدير النتروجين المثبت (كغم/ هكتار)	المصدر
الجت	٩٠	Waksman 1952
	٢٦٠	Alexander 1961
	٤٠ ـ ٣٥٠	Nutman 1965; Bell and Nutman 1971
النفل	٥٠	Fred et al. 1932
	٢٥٠ ـ ٣٥٠	Russell 1950
	٦٥	Waksman 1952
	٥٠ ـ ٢٠٠	Nutman 1965
البقوليات في المرعى	١٠ ـ ٥٥٠	Nutman 1965
	٣٠ ـ ١٧٠	Williams 1970
البازلاء	٤٠٠ ـ ٥٠٠	Russell 1950
	٣٠ ـ ١٤٠	Nutman 1965
فول الصويا	٢٠ ـ ٢٠٠	Russell 1950
	٦٥	Waksman 1952
	٤٠ ـ ١٢٠	Sundara Rao 1971
البقوليات الاستوائية	٤٠ ـ ٨٠	Wetselaar 1967
	٤٠ ـ ٣٦٠	Whitney 1967
	٢٠ ـ ٢٦٠	Henzell 1968

المصدر 1974 Vincent .

الانتاج الصناعي للامونيا :

تقدر حاجة العالم من النيتروجين لانتاج المحاصيل حوالي (١٢٥ × ١٠^٦) ميكا غرام Mg سنوياً ويتوقع ان تزداد هذه الكمية بحلول سنة ٢٠٠٠ الى ما يقارب ٢٠٠ – ٢٤٥ × ١٠^٦ ميكا غرام (Gibson 1977). ويعد الانتاج الصناعي وخاصة طريقة هابر – بوش Haber-Bosch الطريقة الصناعية الرئيسية لانتاج النيتروجين وتمثل ٤٠ ٪ (٣٠ × ١٠^٦) من هذه الاحتياجات جدول (٦ – ١). وتحتاج هذه الطريقة الى كمية كبيرة من طاقة البترول (الغاز الطبيعي) كمغذي للهيدروجين ولانتاج درجات حرارة عالية (٥٠٠٠ م°) وضغط عالي (٢٠٠ بار) لهذه العملية . كما تحتاج ايضاً الى استثمار طاقة كبيرة في صناعة المواد وبناء المعمل والتي تكلف حوالي ١٥٠ مليون دولار .

التفاعل الكيمياوي لعملية هابر – بوش كما يلي :

$$3N_2 + H_2 \xrightarrow[K_2O;Al_2O_3]{Fe} 2HN_3 + 860$$

هواء   غاز طبيعي   (سعرة)

تثبيت النيتروجين الجوي : Atmospheric N_2 Fixation

تقدر الامونيا المثبتة بشحنات البرق سنوياً حوالي ١٠ ×١٠^٦ ميكا غرام (جدول ٦ – ١) ويمتلك البرق طاقة كافية لتحويل بخار الماء الى ايونات الهيدروجين H^+ والهيدروكسايد OH^- . وبوجود الاوكسجين تتفاعل هذه الايونات / مع جزيئات النيتروجين لانتاج حامض النايتريك nitric acid الذي يصل الى الارض مع ماء المطر . ان كمية النايتروجين المثبتة بالبرق قليلة مقارنة مع كمية النيتروجين المثبت في الكتلة الحيوية biomass ويتعدن mineralized ويعيد دورته في الطبيعة بمرور الوقت . هذا ويؤدي تغيير النظام البيئي الزراعي الى الاستفادة في تراكم النيتروجين هذا في انتاج المحاصيل . ويؤدي ترك الارض بوراً لفترة طويلة في الغابات الاستوائية الخضراء (اكثر من ١٢ سنة) الى تراكم كمية كبيرة من النيتروجين تقل الى ٥٠٠ كغم / هكتار من التثبيت بالبرق ومصادر تثبيت النيتروجين الاخرى .

تثبيت النيتروجين بايولوجياً : Biological N_2 Fixation

تملك اعداد كبيرة من البكتريا حرة المعيشة وتعايشات بين البكتريا والنباتات الراقية المقدرة على اختزال النيتروجين الجوي الى امونيا (NH_3) . والتفاعل التالي الذي يتم بمساعدة انزيم النيتروجينيز *nitrogenase* شائعاً لجميع الاحياء :

$$N_2 + 6H^+ + 6e^- + nMgATP \xrightarrow{\text{nitrogenase}} 2NH_3 + nMgATP + nP_i$$

وتعد البكتريا الاحياء الرئيسية التي تثبت النيتروجين اضافة الى الطحالب الخضراء ـ المزرقة .

ان تقسيم الاحياء المثبتة للنيتروجين في حالة غير مستقرة نسبياً لحد ما ، الا ان التقسيم التالي (Quispel 1974) سوف يوفر دليلاً جيداً لمناقشة الانظمة البايولوجية المثبتة للنيتروجين وهو كما يلي :

١ . غير تعايشي Asymbiotic (حرة المعيشة)

أ . البكتريا

١ . **البكتريا الهوائية :** توجد ثلاثة اجناس من عائلة Azotobacteraceac هي *Azotobacter,* و *Azospirillum* و *Beijerinckia* وهي ذات اهمية رئيسية

٢ . **البتكريا اللاهوائية :** تعتبر البكتريا المسماة *Clostridium pasteurianum* اهمها زراعياً واكثرها انتشاراً وجنسين اخرين يقومان بتمثيل ثاني اوكسيد الكاربون هما *Rhodospirillum* و *Chromatium*

ب . **الطحالب الخضراء المزرقة** Blue-green algae (Cyanobacteria)

ويعد الجنسان *Anabaena* و *Nostoc* اكثر شيوعاً . ويعتبر تعبير Cyanobacteria تقسيم جديد نسبياً (Buchanan and Gibbons 1974) وغير شائع الاستعمال لذا فان مصطلح الطحالب الخضراء المزرقة سوف يستعمل في هذه المناقشة .

٢ . تعايش Symbiotic (تكوين العقد (nodulating)) .

أ ـ تكوين العقد الجذرية

١ . الرايزبيم *Rhizobium* تتعايش مع البقوليات

٢ . الاكيتومايسيات Actinomycetes (مثل *Frankia*) تتعايش مع نباتات بذرية خشبية . ويعتبر نبات جار الماء *Alnus* (alder) اكثر النباتات العائلة شيوعاً..

٣ . الطحالب الخضراء المزرقة . تتعايش مع نباتات عارية البذور وتتكون العقد على اسطح الجذور (تتطلب الضوء) لانواع النباتات عارية البذور .

ب . تكوين العقد على الاوراق(احياء منطقة ما حول الورقة (phyllosphere) ان عدد من البكتريا تشمل على بعض الانواع حرة المعيشة تكون عقداً على أوراق انواع خشبية في المناطق الاستوائية الرطبة .

٣ . تكافلي (لا تكون عقد ، تعايشية) ..

أ.الطحالب الخضراء المزرقة. تتعايش مع fern (*Azolla*) والفطريات(الاشنات . (lichens

ب . البكتريا (Azotobacteraceae) . تتعايش مع الحشائش وتشمل هذه البكتريا على *Azospirillum brasilense* و *Spirillum lipoferum* و *paspali, Azotobacter* وهي شائعة في مراعي المناطق الاستوائية وحشائش رباعية الكاربون في المناطق شبه الاستوائية .

الاحياء حرة المعيشة : FREE-LIVING ORGANISMS

لقد كانت اولى الاحياء المثبتة للنيتروجين على المقياس التطوري احياء حرة المعيشة . والتي تشمل على بعض البكتريا غير ذاتية التغذية (متباينة التغذية) heterotrophic وبكتريا التمثيل الضوئي والطحالب الخضراء المزرقة . وتستطيع هذه الاشكال النباتية الثلاثة تثبيت النيتروجين بدون مساعدة او تعاون الاحياء الاخرى .

وتكون البكتريا متباينة التغذية المثبتة للنيتروجين اما هوائية او لاهوائية او اختيارية (Mulder and Brotonegoro 1974) وتنتشر جميع هذه البكتريا بصورة واسعة في الطبيعة ويساهم النوعين الاول والثاني مساهمة معنوية بكميات النيتروجين المثبتة في توازن النيتروجين في الانظمة البيئية الزراعية والطبيعية .

البكتريا :

تعد عائلة Azotobacteraceae مهمة كبكتريا هوائية حرة المعيشة وخاصة جنس *Azotobacter,* و *Azospirillum Beijerinckia* هذا وان جنس ***Azoto****bacter* يعتبر اكثر اهمية من الاجناس الاخرى في الترب الزراعية في المناطق المعتدلة . وتعتبر البكتريا العائدة الى عائلة Azotobacteraceae هي الاحياء حرة المعيشة المثبتة للنيتروجين السائدة في الارض ذات الصرف الجيد . الا ان تثبيت كمية كبيرة من النيتروجين الجوي يتطلب كمية كبيرة من الكاربون كتلك المتوفرة من مخلفات المحاصيل الحاوية على نسبة عالية من الكاربون الى النيتروجين **C-N ratio** . وتحتاج البكتريا المختزلة حوالي ١٠٠ كغم من المواد العضوية لتثبيت ١ كغم من النيتروجين . وبسبب عدم امكانية المحافظة على كمية كبيرة من الكاربون في الترب ذات التهوية الجيدة في المناطق الحارة ، وهو عادة العامل الرئيسي المحدد لتثبيت النيتروجين في النظام .

تحوي خلايا الـ Azotobacter على PBH (poly-β-hydroxy butyrate) الذي يستعمل لتكييس البكتريا وعلى نظام سايتركروم لنقل الالكترونات مشيراً الى وجود معدل تنفس تاكسدي عالي . وقد قدرت كفاءة الـ ***Azotobacter*** (اختيارية هوائية) بأنها تثبت ١٠ الى ١٥ ملغم نيتروجين / غم كلوكوز وهذا اساساً مساوياً الى كفاءة بكتريا *Clostridium pasteurianum* اللاهوائية . الا ان الاخيرة تؤكسد السكر جزئياً فقط (Mulder and Brotonegoro 1974) •• تستعمل بكتريا *Azotobacter* قسماً كبيراً من الطاقة في انتاج كتلة خلايا جديدة وقسماً اخر في حماية انزيم النيتروجينيز nitrogenase ضد خلايا الاوكسجين الذي يفقده الفعالية . اما الـ *Clostridium* فهي بكتريا لاهوائية لا تستخدم طاقة لحماية الانزيم ضد الاوكسجين لذا فهي تصل حالة تعادل في الكفاءة بالرغم من تأكسد المادة جزئياً فقط . وبوجود كميات كبيرة من الكاربون بهيئة مخلفات النباتات مثل التبن واضافة الى محاسن الترب الغدقة فان بكتريا ***C. pasteurianum*** اللاهوائية تتكاثر

بسرعة وتؤدي الى زيادة محتوى النيتروجين في التربة . وقد تثبت البكتريا الاختيارية مثل *Klebsiella* spp النيتروجين الجوي ايضاً في التربة .

وتحتاج الاحياء الهوائية واللاهوائية والاختيارية الى ثلاثة متطلبات لاجل تثبيت النيتروجين بصورة فعالة هي :

١ . توفير كمية كبيرة من الكاربون .
٢ . مستوى منخفض من النتروجين غير العضوي (مثل الامونيا والنترات) في الوسط .
٣ . حماية معقد انزيم الـ nitrogenase ضد زيادة الاوكسجين .

توجد بكتريا التمثيل الضوئي القادرة على تثبيت النيتروجين بصورة اساسية في الماء الصالح والماء العذب واطيان البحار . وهي اما ان تكون خضراء او ارجوانية اللون . وان الاخيرة مسؤولة عن مايسمى "red tides." وتقسم البكتريا الارجوانية الى بكتريا الكبريت الارجوانية purple sulfur وبكتيريا غير الكبريت الارجوانية purple non-Sulfur وتقوم بكتريا الكبريت الارجوانية باحلال H_2S بدل H_2O كمعطي للالكترونات في التمثيل الضوئي . ويتاين الكبريت كما يلي :

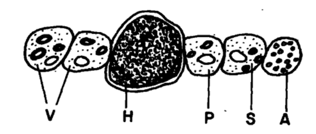
$$CO_2 + H_2S \xrightarrow{\text{الضوء}} \text{كاربوهيدرات} + 2S + H_2O$$

هذا وان البكتريا الخالية او الحاوية على الكبريت متحررة جداً وبامكانها تكوين ترسبات لعنصر الكبريت كتلك التي يستخرج منها حالياً العنصر في المناطق الساحلية .

الطحالب الخضراء المزرقة Blue-Green Algae (Cyanobacteria)

يعود وجود الطحالب الخضراء المزرقة الى ماقبل العصر الكمبرى precambrian ويعتقد بانها النباتات التي كانت سائدة في ذلك الوقت . وقد عرفت قدرتها على تثبيت النايتروجين منذ بداية هذا القرن وهي تساهم بدرجة كبيرة في تكوين التربة على اسطح الصخور كجزء من مكونات تعايش الاشنات .

وتحوي الطحالب الخضراء المزرقة عادة على سلسلة من الخلايا ، تكون بعضها مستطيلة وذات جدار سميك (شكل ٦ ـ ١) . وقد وجد بان لهذه الخلايا المتخصصة ***heterocysts*** مواقع لفعالية انزيم النايتروجينيز **nitrogenase** . اما الخلايا الاخرى وهي خضرية وقد تحوي على اجسام فوسفاتية بينما يكون القسم الثالث تكاثري ويحوي على الـ ***akinetes*** (سبورات) . ويعرف حوالي ٤٠ نوع من الطحالب الخضراء المزرقة المثبتة للنتيروجين وخاصة ***Nostoc*** ***Anabaena*** . وكاحياء حرة المعيشة تسهام في توازن النتيروجين في الترب الرطبة والبيئات المغمورة بالماء مثل حقول الرز ويوجد تعايش بين الطحالب الخضراء المزرقة والاحياء الاخرى مثل السرخسيات الصغيرة كالـ ***Azolla*** ، وهي تعايشيه وتنتج نتروجين اكثر من الطحالب حرة المعيشة لوحدها . ولقد تم قياس تثبيت النتروجين بالطحالب الخضراء المزرقة بفعالية باستعمال اختزال الاستييلين (C_2H_2) وطريقة تخفيف النتروجين المشع ^{15}N-dilution methods وتستطيع الـ ***Azolla*** تثبيت مايقارب ٥٠ ـ ١٠٠ كغم / هكتار نتروجين .



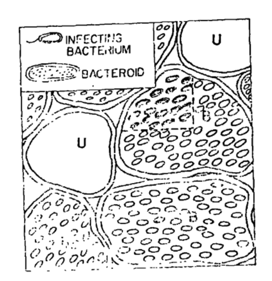
شكل (٦ ـ ١) خيط (مقطع عرضي) الطحالب الخضراء المزرقة (*Anabaena cylindrica*) **يبين الخلايا الخضرية** (*V*) **والـ** heterocyst (*H*) **، واجسام عديدة الفوسفات** (*P*) **. تراكيب حبيبات الخلايا الخضرية** (*S*) **والسبورات في الخلايا التكاثرية للخيط** (*A*) (From Stewart 1974)

وان الطحالب الخضراء المزرقة اكثر فعالية في البيئات الاستوائية وشبه الاستوائية ومن المحتمل بانها الاحياء الرئيسية المثبتة للنيتروجين في الانظمة المغمورة بالماء ، وهي تنمو حرة في الارض المغمورة بالماء وتتصل بسطح التربة والنباتات المغمورة . الا ان Yoshida سنة ١٩٨١ لاحظ بان مساهمتها في توازن النيتروجين في حقول الرز في اليابان قليل مقارنة مع بكتريا بيئة الجذور rhizosphere وتكون الطحالب الخضراء المزرقة فعالة فقط في مراحل النمو المبكر قبل التظليل بكساء الرز .

لقد تباينت اغلب تقديرات كمية النيتروجين الجوي المثبت في موسم النمو في انظمة التربة المغمورة وتراوحت من ٣ ـ ٣٠ كغم / هكتار اعتماداً على التقنية المستخدمة في اخذ العينات وطريقة التقدير وعلى كمية النيتروجين غير العضوي الموجودة في التربة (Buresh et al. 1980) . لقد قدر Yoshida . سنة ١٩٨١ المعدل السنوي للنيتروجين المثبت ٣٠ كغم في حقول الرز المغمورة في اليابان الا انه لم يعزى هذا كله الى الطحالب الخضراء المزرقة اما Jones سنة ١٩٧٤ فقد قدر النيتروجين المثبت ٤٦٢ كغم / هكتار في مسطح ملحي

حيث كان بين المتعادل الى القلوي الخفيف والذي قد يشجع تثبيت النيتروجين ويعد الضوء ضروري لنمو الطحالب وتثبيت النيتروجين الجوي . هذا وتؤدي الامونيا واشكال النيتروجين الاخرى غير العضوي الى اعاقة تثبيت النيتروجين الجوي . هذا وتؤدي الامونيا واشكال الينتروجين الاخرى غير العضوية الى اعاقة تثبيت النتروجين الجوي . وقد وجد Huang (1978) في تربة فقيرة بالنتروجين بان التلقيح او المعاملة بالطحالب الخضراء المزرقة قد زاد من تثبيت النيتروجين وحاصل جبوب الرز في تجارب اجريت في اصص (سنادين) بمقدار ٣٤ ـ ٤١ ٪ اعتماداً على الصنف المستعمل ومع ذلك فلا توجد فوائد من اللقاح بالطحالب الخضراء المزرقة في حقول الرز مقارنة مع المعاملة غير الملقحة . حيث ان كلاهما اعطى ٢٠ ٪ اقل من الحقول بالنيتروجين المضاف . ويبدو بوضوح ان هناك فائدة قليلة من تثبيت النيتروجين بالطحالب الخضراء المزرقة في الكساء الكثيف في حقول الرز الانتاجية . ومن المحتمل ان معدلات التثبيت المنخفضة هي نتيجة للتضليل وايضاً قد تكون بسبب وجود المركبات الفينولية phenolic المتحررة من تحلل بقايا نباتات الرز . حيث وجد ان هذه المركبات تثبط نمو الطحالب الخضراء المزرقة (Rice 1980)
Anabaena cylindrica

ان زراعة خلايا طحالب *Anabaena* و *Nostoc* تباع الآن بشكل تجاري كلقاح لحقول المحاصيل المزروعة مثل الذرة الصفراء . وعند اعتبار ان هذه الاحياء متاقلمة للبيئات المغمورة في المناطق الاستوائية . فان الادعاء بزيادة نيتروجين التربة وحاصل نباتات المحاصيل في بيئات المناطق المعتدلة من تلقيح الحقول باللقاح يبدو بانه هذا الادعاء مبالغ به كثيراً .



شكل (٦ ـ ٢) مقطع عرضي للعقدة الجذرية في البقوليات يبين الخلايا المصابة بالبكتيريود (B) ، والخلايا غير المصابة (U) . يكون حجم الخلايا المصابة كبيرة نسبياً . ويبين الشكل في الزاوية اليسرى خلايا الاصابة Infecting bacterium (رايزوبيم (Rhizobium) والبكتيريود bacteroid . ويزداد حجم البكتيريود داخل غلاف يحيطه . ان فعالية انزيم النتروجينيز تكون في البكتيريود .

الاحياء المكونة للعقد NODULATING

تعايشات النباتات البذرية والاكتينوما يسيتات

Actinomycete-Angiosperm Associations.

وكالبقوليات . تنتج بعض النباتات البذرية عقد وتثبيت النيتروجين تكافلياً في تعايش مع بكتريا صغيرة من جنس *Frankia* تسمى *actinomycete* . ان النباتات العائلة خشبية وهي انواع غير بقولية . وتعتبر شجرة جار الماء (*Alnus*) Alder افضل مثالاً معروفاً على ذلك . وقد لوحظ اكثر من ١٢ جنساً و ٣٣ نوعاً من الـ *Alnus* بانها تكون العقد الجذرية .

وتنشأ العقد الجذرية الحاوية على الاكتينومايسينات بتكوين انتفاخات جانبية للجذر بعد اصابة الشعيرات الجذرية (Newcomb et al. 1978) . ونتيجة لتكوين مرستيمات جديدة عند القاعدة تتفرع بغزارة او تنتج مايشبه العناقيد . ويكون لون البكتيريود Bacteroids في العقد وردي اللون . ويعتقد بأن بسبب وجود الانثوسيانين anthocyanin بدلاً من الهيموكلوبين البقولي (Bond 1974)

leghemoglobin . لقد اوضح Bond وجود اختلاف بمقدار ١٠ ـ ١٥ مرة في النمو بين النباتات الملحقة ونباتات المقارنة لاشجار *Alnus* و *Myrica* .

وقد كون نبات *Trema cannabina* وهو غير بقولي عقداً عندما لقح ببكتريا من جنس الرايزوبيم المعزولة من اللوبيا وفول الصويا (Trinick 1976) وهي الملاحظة الاولى من نوعها في تثبيت النيتروجين بواسطة الرايزوبيم في نوع غير بقولي .

ويبدو ان دور تعايشات الاكتينومايسينات والنباتات البذرية صغيراً في انتاج المحاصيل . ومن المحتمل انها مهمة في توازن النيتروجين في بعض الانظمة البيئية الطبيعية .

احياء عقد الورقة **Leaf Nodule Organisms.**

لقد بين Ruinen (1956) بان البكتريا الهوائية من انواع البيكارنكيا *Beijerinckia* spp تتواجد عادة على اسطح او على منطقة ماحول الورقة phyllosphere للنباتات الخضراء في المناطق الاستوائية الرطبة في اندونيسيا . وقد تم عزل هذا الجنس من ١٩٢ عينة من مجموع ١٩٨ عينة . ويظهر بان هذا النبات الهوائي epiphyte الذي ينمو على اسطح النباتات الترفية في المناطق الاستوائية الرطبة يسهام بشكل معنوي في توازن النيتروجين وخاصة في الترب ذات المحتوى المنخفض من النيتروجين . وقد لاحظ Bartholomew واخرون 1953) (بعد (Ruinen 1974)

بأن كمية النيتروجين التي تراكمت في غابة في الكونغو كان ٩٥ كغم/هكتار /سنة وذلك في السنتين الاولى من البور (ترك الارض بدون زراعة) و ١٢٩ كغم / هكتار / سنة في السنوات الثلاث اللاحقة ثم استقر عند ١٣ كغم / هكتار / سنة . وقد وجدت عدة نباتات هوائية مثل *Beijerinckia* و *Azotobacter* و *Mycoplana* في تعايشات تثبيت النيتروجين بواسطة احياء منطقة ماحول الورقة اضافة الى ان اشتراك الخمائر والفطريات يوفر عادة بيئة رطبة وتعد البيئة الاستوائية التالية ممتاز جداً لنمو احياء منطقة ماحول الورقة : (١) سطح ورقة خضراء ١٠ ـ ٢٠ مرة بقدر سطح النباتات في المناطق المعتدلة . (٢) زيادة الانتاج الاولي بمقدار ٣ مرات (٣) امتصاص النيتروجين بمقدار ٣ ـ ١٠ مرات امتصاص نباتات المناطق المعتدلة

(Ruinen 1974) . وتوفر الاوراق الاسناد والماء والعناصر العضوية ومستويات منخفضة من النيتروجين غير العضوي . ويعترض الكساء الخضري الندى و ٨٠ ٪ من الامطار الخفيفة . لذا فان العناصر العضوية تغسل الى الاسفل الى طبقات الاوراق السفلية وتشجع بيئة منطقة ما حول الورقة phyllosphere . وتغسل احياء منطقة ما حول الورقة الى التربة ولكن يبدو انها لاتعيش هناك . ويساهم تثبيت النيتروجين بواسطة الاحياء المثبتة للنيتروجين على الاوراق معنوياً في توازن النيتروجين في الانظمة البيئية للغابات الاستوائية وبصورة غير مباشرة في الانظمة الزراعية التي تليها .

تعايشات الرايزوبيم والبقوليات

تأتي العائلة البقولية في الدرجة الثانية او الثالثة من حيث عدد الانواع من ضمن النباتات الزهرية . وهي منتشرة في جميع انحاء العالم وتساهم بدرجة كبيرة في سد حاجة الانسان من الغذاء والعلف والزيت والاخشاب . وان عدداً كبيراً من الانواع العائدة لهذه العائلة تثبت النيتروجين تكافليا . لذا فهي ذاتية التغذية autotrophic بالنسبة للنيتروجين وكذلك الكاربون وتساهم بصورة كبيرة في توازن النيتروجين على سطح الكرة الارضية . وقد تطورت ونشاءت اعداداً كبيرة من البقوليات العشبية في مناطق المناخ المعتدل خلال فترة تواجد الكالسيوم بكميات وافرة . وتعتبر هذه البقوليات وخاصة الرايزوبيم التي تعمل بالتعاون معها في تثبيت النيتروجين متاقلمة جيداً الى مثل هذه الظروف . هذا وقد نشاء عدد كبير من انواع البقوليات الخشبية والعشبية في مناخ المناطق الاستوائية ذات الترب الحامضية المغسولة . وهي تنمو بصورة جيدة تحت هذه الظروف . ويتعايش العديد من هذه البقوليات مع الرايزوبيم من نوع اللوبيا .

ان كمية النيتروجين المثبتة تكافليا تختلف كثيراً حسب نوع المحصول البقولي والصنف ونوع البكتريا والسلالة وظروف النمو وخاصة حموضة التربة pH ومحتوياتها من النيتروجين . ولا يمكن اعطاء قيم ثابتة او حقيقة لكمية النيتروجيبن المثبت (Vincent 1974) بل يمكن اعطاء قيم تقديرية لعدد من المحاصيل كما هو مبين في جدول (٦ ـ ٢) . ومن الجدير بالملاحظة ان محصول البزاليا يثبت كمية من النيتروجين قد تصل الى ٥٠٠ كغم / هكتار / سنة . وهو محصول عشبي حولي . وتشير الارقام القياسية المسجلة لحاصل فول الصويا والجت

بأنها قد تثبت اكثر من ٥٠٠ كغم / هكتار نتروجين . وان المشكلة مع اغلب هذه التقديرات هو تحديد مقدار النيتروجين الذي يحصل عليه النبات من التربة . ان كمية النيتروجين المثبتة في الموسم الواحد عبارة عن محصلة معدل التثبيت والزمن ويعطي اختبار معدل اختزال الاستيلين C_2H_2 مقياس لمعدل التثبيت في وقت معين . لكنه لايقدر مدة التثبيت خلال الموسم وقلة او الكمية الكلية المثبتة في موسم النمو . ان تراكم النيتروجين في المادة الجافة للنبات في الموسم وقلة مساهمة التربة في ذلك يعطي تقديراً جيداً للنيتروجين خلال الموسم .

تكوين العقد NODULE FORMATION

بعد تكوين مستعمرات سلاسلات البكتريا المناسبة بالقرب من جذور النبات البقولي تتكون عمليات الاصابة وتكوين العقد الجذرية كما يلي :

١ ـ تشويه الشعيرية الجذرية (حصول التواء curling او تفرع) ومن المحتمل ان هذا استجابة الى حامض انـدول الخليك indoleacetic acid (IAA) والذي يتحفز انتاجه بالبكتريا . او قد يكون استجابة للاستيلين الذي يتحفز بحامض اندول الخليك IAA .

٢ . تكوين خيط الاصابة لنقل الخلايا البكترية الى القشرة الداخلية للجذور cortex

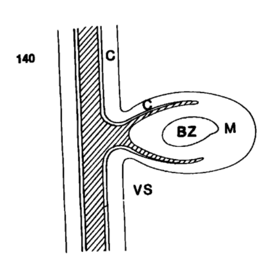
٣ . اطلاق البكتريا في خلايا القشرة الداخلية .

٤ . تكوين مرستيم العقدة وتوسع العقدة بانقسام خلايا القشرة الداخلية .

٥ . توسع او زيادة حجم خلايا القشرة الداخلية المصابة داخل العقد (شكل ٦ ـ ٢) .

٦ . تفقد العقد القديمة غلاف البكتيريود *bacteroid* (بكتيريا العقدة) وفعالية انزيم النتروجينيز nitrogenase عند حصول الشيخوخة .

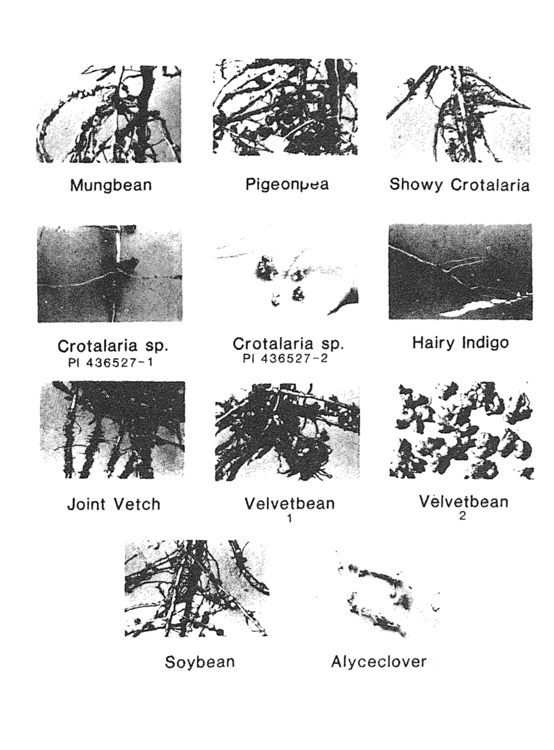
ينتقل النظام الوعائي (شكل ٦ ـ ٣) السكريات والماء والعناصر المعدنية الى البكتيريود ويزيل او يأخذ النيتروجين المثبت كاحماض امينية ويوريدات **(allantoin) ureides** . واضافة الى هذه المفاهيم الغذائية فان العقدة تعمل على توفير بيئة ملائمة للبكتريا . وحماية انزيم النيتروجينيز من الاوكسجين .



شكل (٦ ـ ٣) مقطع طولي لجذر وعقدة جذرية لنبات بقولي . (C) القشرة حزمة وعائية (VS) . المرستيم (M) . ومنطقة البكتيريود في العقدة (BZ) .

تشمل المكونات الاربعة الرئيسية لترتيب العقدة (شكل ٦ ـ ٣) على القشرة الداخلية والمرستيم والنظام الوعائي ومنطقة البكتيريود . ويختلف حجم وشكل العقد كثيراً اعتماداً على اصناف مرستيم النوع البقولي (شكل ٦ ـ ٤) . فبعضها مثل الجت والبزاليا تكون مرستيمات عقدها الجذرية نهائية وغير محددة . وتعطي عقد مستطيلة الشكل . اما المرستيمات التي تكون نهائية ومحددة فتكون عقدها كروية الشكل وذات استطالة محددة، كما في الصويا وفستق الحقل ونفل خف الطير. تكون عقد بعض الانواع مثل الفاصوليا المخملية، velvet bean مرستيم نهائي والذي ينتج تفرعات واشكال غير منتضمة (شكل ٦ ـ ٤) . ويدل تكوين عقد جذرية اصغر من الحجم الاعتيادي على ان سلالة الرايزوبيم غير فعالة . وان العقد المتكونة من سلالات غير فعالة قد تكون خالية من الهيموكلوبين البقولي .

تكون خلايا القشرة الداخلية المصابة اكبر بكثير من الخلايا الصغيرة غير المصابة التي تكون مختلفة معها (شكل ٦ ـ ٢) . ويحاط البكتيريود في الخلايا المصابة باغشية اصلها نباتي (Tu 1974) . هذا وتصاب تقريباً جميع خلايا العقد في اللوبيا وفستق الحقل مقارنة مع ٥٠ ٪ اقل في عقد فاصوليا الحدائق (Vincent 1974) . ويظهر ان رايزوبيم نوع اللوبيا مستوطن في المناطق الاستوائية وذو فعالية عالية من انزيم النيتروجين .



شكل (٦ ـ ٤) العقد الجذرية في عدد من الانواع البقولية .

مجاميع التلقيح الخطي : Cross-Inoculation Groups

يمكن تقسيم البقوليات الى مجاميع اعتماداً على تخصص انواع الرايزوبيم (Fred et. al. 1932). على سبيل المثال تلقح *R. leguminosarum* البزاليا Pea (Pisum) والكشون vetch (vicia) (جدول ٦ ـ ٣) . بينما تلقح *R. meliloti* لكل من الجت والبرسيم الحلو والعديد من البقوليات الاخرى .

جدول (٦ ـ ٢) مجاميع خلطية التلقيح لانواع البقوليات .

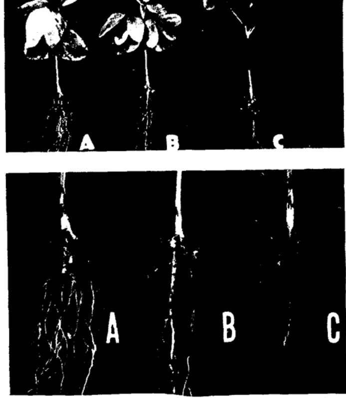
العائل	نوع الرايزوبيم	بعض البقوليات في المجاميع خلطية التلقيح		
العائل	نوع الرايزوبيم	البقوليات	الجنس والنوع	ملاحظات
البازلاء	*leguminosarum*	البازلاء	*Pisum* sp.	
		الباقلاء	*Vicia* sp.	
		بازلاء الزهور	*Lathyrus* sp	
النفل	*trifolii*	النفل الابيض	*Trifolium repens*	ربما غير فعالة
		النفل الاحمر	*T. pratense*	على اجناس
		النفل القرمزي	*T. incornatum*	في المناطق الاستوائية
		النفل الارضي	*T. subterraneum*	
الفاصوليا	*phaseoli*	الفاصوليا	*Phaseolus vulgaris*	
الجت	*meliloti*	الجت	*Medicago sativa*	
		الكرط الاسود	*M. lupulina*	
		النفل الحلو	*Melilotus* sp.	
فول الصويا	*japonicum*	فول الصويا	*Glycine max*	متخصصة على فول الصويا
الترمس	*lupini*	الترمس	*Lupine* sp.	غير فعالة على
اللوبيا	غير معروفة	اللوبيا	*Vigna sinensis*	
		فستق الحقل	*Arachis hypogaea*	

ومن جهة اخرى نجد ان *R. japonicum* متخصصة على فول الصويا، والبكتريا التي تصيب نفل خف الطير متخصصة على هذا العائل فقط .

ويؤدي التقسيم على اساس المجاميع الى حصول مشاكل بسبب الاختلافات الكبيرة في التخصص ضمن سلالات بكتيريا النوع الواحد فقد تكون السلالة فعالة على احد البقوليات وغير فعالة على بقوليات اخرى ومن نفس المجموعة .

سلالات الرايزوبيم *Rhizobium* STRAINS.

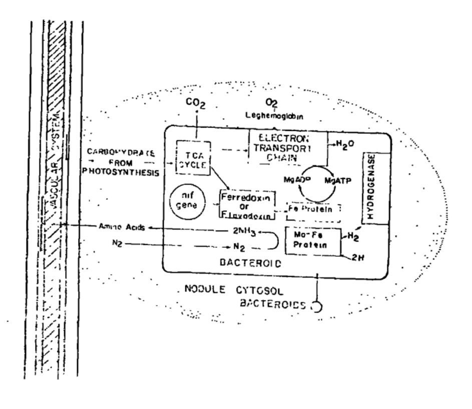
تختلف الرايزوبيم كثيراً في تخصصها حسب النوع البقولي وطبيعة تكوين العقد في الصنف وفعالية انزيم النيتروجين . وقد تختلف بعض السلالات في تثبيت النيتروجين حتى بين الاصناف من نفس النوع (شكل ٦ ـ ٥) . وقد وجد Vincent سنة ١٩٧٤ ـ



شكل (٦ ـ ٥) مقارنة نمو صنف فول الصويا 'Hardee' الملقح (*A*) بسلالة (44 ـ 24 ـ 3) . (*B*) سلالة (122) . (C) سلالة فعالة في تثبيت النتروجين .

عنـد دراسـته ٢٤ سلالة من نوع البزاليا (*R. leguminosarum*) ان سلالة واحدة فقط كانت موافقة لانواع البقوليات السبعة العائدة لمجموعة البزاليا . ويمكن تفسير عدم فعالية السلالة الى قلة اصابة الجذور أو انخفاض فعالية انزيم النيتروجينيز او انخفاض الكفاءة .

نظريا قد تكون بعض سلالات *R. japonicum* أكثر كفاءة من الاخرى بسبب قدرتها على اعادة توليد الهيدروجين H_2 بانزيم النيتروجينز لتوليد ATP . وان الالكترونات التي لا تدخل الدورة مرة اخرى تنتج الهيدروجين بدلا من اختزال النيتروجين الى امونيا NH_4^+, وهو الناتج المرغوب . وتكون السلالات القادرة على استخدام الهيدروجين المطلق كمصدر للطاقة ذات كلفة اقل في تثبيت النيتروجين من حيث استخدام الـ ATP (شكل ٦ ـ ٦) ان فقد الهيدروجين عبارة عن فقد الطاقة في النظام البيولوجي ;(Schubert and Evans 1976) .



شكل (٦ ـ ٦) مخطط يبين تثبيت النتروجين في بكتيريود العقدة الجذرية . ويوضح العلاقة بين انزيم النتروجينيز nitrogenase والهيدروجينيز hydrogenase(From Emerich and Evans 1980)

التلقيح البكتيري

يمكن ان تفقد اعداداً كبيرة من الرايزوبيم بسبب حموضة التربة كما هو الحال مع *R. meliloti* في الترب الحامضية واحياناً ليس لها أي وجود في التربة. والغرض من معاملة البذور أو التربة باللقاح البكتيري هو لتوفر مجتمع كافي من سلالات الرايزوبيم الفعالة لتكوين المستعمرات البكتيرية ولاصابة جذور البقوليات. ومن المفترض ان يحوي اللقاح البكتيري على سلالات منتجة من البكتريا الحية. واذا وجدت رايزوبيم معينة بشكل مستوطن وباعداد كبيرة في التربة في منطقة معينة فقد تقضي على السلالات الجديدة أو السلالات المحسنة. ويمكن تحسين النتائج احياناً باضافة جرعات كبيرة من اللقاح الحبيبي على خطوط. هذا ولم يؤدي زيادة اضافة اللقاح البكتيري بمقدار ٥ ٪ من السلالات في العقد الجذرية لفول الصويا (Johnson et. al. 1965).

ان تمييز العقد الجذرية بالسلالات معقد ويرتبط بالتركيب الوراثي للعائل والبكتريا والظروف البيئة. وقد يعزى سبب فشل الاصابة الى نقص في (١) مستعمرات الجذور، (٢) مهاجمة الشعيرات الجذرية ١ و (٣) تكوين العقد الجذرية. يزداد مجتمع السلالة التي تكون عقداً جذرية بصورة فعالة في العائل البقولي وتصبح هي السلالة السائدة في التعايشات المتعاقبة.

ان الحاجة الى معاملة البذور باللقاح البكتيري ضروري اذا كانت الرايزوبيم غير متواجدة في التربة او قليلة ومتفرعة أو غير فعالة. وفي مثل هذه الحالات يمكن لمعاملة البذور باللقاح توفير وتثبيت مجتمع من السلالات الفعالة المكونة للعقد الجذرية للنباتات البقولية. على سبيل المثال، ان اضافة الكلس واللقاح البكتيري مفيد جداً في الترب الحامضية لمحصولي الجت والبرسيم الحلو في منطقة روثماستند Rothamsted, في انكلترا. وقد ادى اضافة الكلس واللقاح البكتيري الى تربة حامضية pH (٤,٨ ـ ٥,٧) الى زيادة حاصل العلف الاخضر لمحصول الكرط الاسود *Medicago lupulina* بمقدار سبعة أو ثمانية اضعاف، (Nutman 1962). وكان تأثير اضافة اللقاح البكتيري واضحاً وخاصة في السنة الاولى على المحصول البقولي، وذلك بسبب عدم وجود مجتمع كافي من البكتيريا المستوطنة indigenous bacteria التي تصيب الجذور وتكون العقد، ويعتبر تأثير المعاملة باللقاح اقل وضوحاً بمرور الزمن وذلك بسبب زيادة اعداد البكتيريا في التربة.

لقد تحسنت طرق المعاملة باللقاح البكتيري بمرور الوقت ، وذلك من طريق نقل التربة من الحقول المزروعة بالمحصول سابقاً الى الحقول الجديدة المراد زراعتها ، الى الطرق التجارية الحديثة في تحضير سلالات الرايزوبيم المحسنة ، والتي تكون على شكل مزارع على شكل سائل رقيق **broth cultured** وتحفظ للاستعمال كمسحوق حبيبي ناعم . ويمكن خزن مزارع الخث peat culture عدة اشهر تحت ظروف باردة . ويمكن اضافتها بصورة فعالة كسائل رقيق القوام **Slurry** الى البذور او كحبيبات **granules** عند البذار ولكن يجب عدم اضافتها مباشرة الى البذور التي قد عوملت بالمبيدات الفطرية **fungicides** . ويجب اضافة مادة لاصقة مثل السكر الى اللقاح المضاف للبذور كسائل رقيق القوام . ويحسن اضافة الكلس ($CaCO_3$, $MgCO_3$) الى اللقاح المصنع على شكل حبات او كرات صغيرة **pellets** المحافضة على ابقاء الرايزوبيم حية في بداية المعاملة وخاصة انواع الرايزوبيم ذات الحاجة العالية الى الكلس مثل (*R. meliloti*) . ويسمى تلقيح البذور قبل الزراعة بفترة معينة *Preinoculation* وهي طريقة اقل كفاءة مقارنة مع طريقة اضافة اللقاح كسائل رقيق القوام وان احتمال بقاء الرايزوبيم حية عند تلقيح البذور اقل من اضافتها كسائل بسبب تعرض الاولى الى الحرارة والجفاف . واحتمال تعرضها ايضاً الى مواد سامة في اغلفة البذور (مثل الفينولات) ومبيدات الحشرات وخاصة المعادن الثقيلة والاسمدة (الاملاح) .

بقاء الرايزوبيم حية في التربة SURVIVAL OF RHIZOBIA IN SOIL.

يعتمد بقاء الرايزوبيا حية في الطبيعة بالدرجة الرئيسية على صفات التربة وخاصة حموضة التربة والرطوبة والمادة العضوية وطول الفترة بين المحصول والعائل . ان التربة الرملية الخشنة تجف بسرعة وتفقد الرايزوبيا المستوطنة . بينما في الترب الحامضية تفقد الرايزوبيا بسبب حاجتها الى pH, اعلى .

وقد لاحظ **Elkins** واخرون (1976) في دراسة اجريت على تربة في جنوب ولاية الينويز Illinois وجود اعداد كافية من بكتريا *R. japonicum* لتكوين العقد الجذرية على نباتات فول الصويا بعد مرور عشرة سنوات على الاقل من الزراعة المستمرة لمحصول الذرة الصفراء وبدون زراعة فول الصويا خلال تلك الفترة . لقد تم تحضير محاصيل من ترب تاريخ نظامها الزراعي مختلف يتراوح من صفر الى احدى عشر سنة بين زراعة فول الصويا . واستعملت هذه المحاليل لتلقيح

بادرات مزروعة في اصص تحوي على تربة رملية معقمة . واظهرت النتائج عدم وجود فروقات في نمو فول الصويا ووزن العقد وفعالية انزيم النيتروجينز يمكن ان تعزى الى تاريخ النظام الزراعة وكانت السلالات السائدة هي ١٢٥ ، ١٢٦ ، ١٢٣ سواء استعمل اللقاح البكتري او لم يستعمل هذا وقد شملت الدراسة على حقول لم تزرع بفول الصويا مسبقاً . عندما تكون نباتات محصول العائل غير متواجدة في الحقل فان الرايزوبيا تعيش غير ذاتية التغذية (متباينة التغذية) . هذا وان بقاء البكتريا حية في قرب ولاية الينويز يكون اعلى من بعض المناطق الاخرى بسبب الظروف المناخية وظروف التربة الملائمة بشكل عام .

درس Vest و Caldwell سنة ١٩٧٠ (٢٨) سلالة ونوعين من اللقاح المحضر تجاريا من بكتريا *R. japonicum* على خمسة اصناف من فول الصويا . فوجدوا فرق معنوي في حاصل البذور في ثلاث ترب كانت خالية من الرايزوبيم . اما في الترب الحاوية على *R. japonicum* فلم تكن هناك فروقات معنوية في حاصل البذور نتيجة المعاملة باللقاح . وكان فقط ٥ ــ ١٠ ٪ من العقد المتكونة ناتجة من اللقاح المضاف الى البذور . هذا ولم تحصل اية فوائد من زيادة معدل اللقاح ٢٥ مرة أكثر من المعدل الموصى به او من زيادة التصاقها مع البذور بالصمغ العربي .

تثبيت النيتروجين في منطقة جذور الحشائش RHIZOSPHERE FIXATION IN GRASSES

ان نقص الغذاء في العالم وزيادة احتياجات النيتروجين لانتاج الغذاء والعلف ادى الى رغبة ملحة في احتمال امكانية تثبيت النيتروجين في نباتات الحشائش . ان انتاج الحبوب التي تجهز ٧٥ ٪ أو اكثر من السعرات والبروتين للانسان يعتمد على المستويات العالية من النيتروجين التي تجهز اساساً من الاسمدة التجارية في الدول المتقدمة الا ان الاسمدة النيتروجينية اصبحت مكلفة الانتاج حيث تحتاج الى طاقة بترولية عالية لانتاجها . وعادة تكون الاسمدة التجارية غير متوفرة في الدول النامية . لذا فان هدف العلماء البعيد في الوقت الحاضر هو نقل جين *nif* أو قابلية تثبيت النيتروجين الى محاصيل الحبوب ومحاصيل الحشائش العلفية . وقبل تحقيق هذا الهدف يجب تخطي صعوبات كثيرة تقف امام هذا التقدم العلمي الكبير .

يعد اكتشاف تكوين بعض انواع البكتريا من عائلة Azotobacteraceae مستعمرات وتعايشات قليلة أو ضعيفة مع جذور الحشائش (شكل ٦ ــ ٧) وتثبيت



شكل (٦ ـ ٧) صورة مكبرة لمستعمرة بكتريا على جذور الذرة البيضاء .

النيتروجين في منطقة الجذور *rhizosphere* تحت ظروف ملائمة (Dobereiner and Day 1976; Neyra and Dobereiner 1977) يعد خطوة متقدمة نحو الوصول الى الهدف . لقد تم عزل بكتريا *Azospirillum brasilense*, *Azotobacter paspali*, *Beijerinckia* spp, *Spirillum lipoferum* من تعايشات منطقة الجذور في حشائش رباعية الكاربون في المنطقة الاستوائية . ويفترض في ظروف البيئة ذات الاضاءة الجيدة ان تقوم نباتات رباعية الكاربون (بسبب معدلات التمثيل الضوئي العالية مقارنة مع نباتات ثلاثية الكاربون) بتوفير مركبات كاربوهيدراتية الى منطقة الجذور لتوفير الطاقة اللازمة لتثبيت النيتروجين .

يعد التعايش بين حشيش *Paspalum notatum* (bahiagrass) وبكتريا *A. paspali* اول تعايش يدرس بصورة تفصيلية بين الحشائش وبكتريا منطقة الجذور (Neyra and Dobereiner 1977). ووجدوا من بين ٣٣ صنف او تركيب وراثي خمسة منها فقط وكان جميعها رباعية الكروموسومات tetraploids, قد كونت تعايشات منطقة الجذور مع *A. paspali* . وقد يتطلب بضعة شهور الى تثبيت او ترسيخ مجتمع كبير من البكتريا . وفي هذه الحالة لم تتأثر باللقاح البكتيري . وعند نقل النباتات من الحقل الى اصص (سنادين) واستعمال محلول غذائي لايحوي على عنصر النيتروجين استطاعت هذه النباتات ان تثبت ٨٠ ملغم نيتروجين بالاص في فترة شهرين وهي كافية لنمو طبيعي للنبات . وقد تبين بان فطريات الجذور Mycorrhiza تشجع تثبيت هذه العلاقات او التعايشات بين الحشائش ومنطقة الجذور . وقد وجد بان البكتريا تتركز في طبقة الـ mucagel في الجذور . يتراوح معدل تثبيت النيتروجين من ٠,١ الى ٠,٣ كغم / هكتار / يوم تم قياسها بطريقة اختزال C_2H_2 وطريقة تخفيف النيتروجين المشع ^{15}N- dilution. ان هذه المعدلات من تثبيت النيتروجين تعطي او تنتج ما مقداره ٥٠ ــ ٧٥ كغم / هكتار وهي كمية كافية لانتاج حاصل متوسط لحشيش bahiagrass . ان هذه المعدلات المسجلة من قبل Dobereiner و Neyra كانت من جذور مقطوعة أو مزالة من النباتات ثم وضعت في الحاضنة . الا ان القياس التي اجريت على نبات الحنطة وهو من نباتات ثلاثية الكاربون . في ولاية اوريكان Oregon في الولايات المتحدة قد اظهرت فعالية قليلة حيث كان معدل التثبيت ٢ غم / هكتار / يوم (Neyra and Dobereiner 1977) . او ليس اكثر من ١ كغم / هكتار في الموسم . ويجب ملاحظة ان هولاء الباحثين قد وضعوا النباتات في حاضنة قبل

اجراء قياس الاستيلين C_2H_2 من الجذور المزالة او المستئصلة من النباتات . وهي طريقة معروفة بانها تعطي معدلات اعلى بكثير للنيتروجين المثبت من النيتروجين الكلي الموجود في الكتلة الحيوية biomass .

لقد وجد بان الهجين والسلالات النقية للدخن (نبات رباعي الكاربون) تقوم بتثبيت النيتروجين بعد تلقيحها بـ ***Azospirillum brasilense*** سلالة **Sp 13T** **(Bouton et al 1979).** وقد ادى المعاملة باللقاح البكتيري زيادة حاصل المادة الجافة ومحتوى النيتروجين الكلي لنبات الدخن اللولوئي **pearl millet** الهجين **'Gahi 3'** اكثر من ٣٠ ٪ ولكن لم يلاحظ زيادة في تثبيت النيتروجين عندما قيست بطريقة اختزال الاستيلين C_2H_2 .

لاحظ **Albrecht** واخرون ، **(1981b)** فعالية انزيم النيتروجينيز لبكتريا ***A. brasilense*** على جذور الذرة الصفراء عند قياسها باختزال الاستيلين . وقد ادى اضافة اللقاح البكتيري الى زيادة وزن النبات ومحتوى النيتروجين في حوالي ٥٠ ٪ من نباتات الحقل الملقحة . وقد قدرت كمية النيتروجين المثبتة ببكتريا النبات ***A. brasilense*** حوالي ١٥ كغم / هكتار . الا ان الفائدة كانت غير ثابتة من ناحية حاصل النبات ومحتواه من النيتروجين .

انتج حشيش **(*Digitaria* spp.)** **Digitgrass** وهو من نباتات رباعية الكاربون المزروعة في تربة نيتروجين منخفض في استراليا ٢٣ ٪ مادة جافة اكثر وحاصل النيتروجين اكثر بالنبات عندما لقحت النباتات بكتريا ***A brasilense*** . اما اضافة اللقاح في ترب ذات محتوى نيتروجيني عالي فكانت الزيادة ٨,٥ ٪ فقط **(Schank et al. 1981)** .

واظهرت الذرة الصفراء والدخن استجابة جيدة للمعاملة باللقاح البكتيري المحسن ***A. brasilense*** سلالات **Sp 7, Sp 80** **CO.Sp** عندما كانت التربة منخفضة في محتواها النيترجيني **(Cohen et al. 1980)** (جدول ٦ ــ ٤) . وقد ادى اللقاح البكتيري الى زيادة وزن العرانيص . كما ادى المعاملة باللقاح الى زيادة تفرعات الجذور . وقد يكون هذا بسبب انتاج هرموني ببكتريا ***Azospirillum*** بدلا من تثبيت النيتروجين . وقد يكون لزيادة تفرع الجذور خلال مرحلة التزهير فوائده وخاصة في امتصاص العناصر الغذائية وتوفيرها الى الثمار . ويبدو ان هذا التأثير مشابهة الى تلك المنتجة بالجذور الفطرية mycorhiza . وكان مقدار الاستجابة في هذه التجربة كبير ومدهش ولا يشابه نتائج اية دراسة اخرى وربما

جدول (٦ ـ ٤) تأثير تلقيح نباتات *Seteria italica* ببكتريا *Azospirillum brasilense* على حاصل المادة الجافة ومحتوى النيتروجين

التربة	الوزن الجاف (٪)		النيتروجين (٪)	
	ملقحة	مقارنة	ملقحة	مقارنة
رملية	١٨٠	١٠٠	٢٥٠	١٠٠
رملية مزيجية	١٧٥	١٠٠	١٩٥	١٠٠
الطينية	١٢٥	١٠٠	١٤٠	١٠٠

المصدر Cohen et al. 1980

يكون للظروف الاستثنائية في فلسطين المحتلة (مثل انخفاض محتوى النيتروجين في التربة . ومحتواها العالي من الكلس ودرجات الحرارة العالية والاشعاع العالي) .

ان نظرية انتاج الهرمون المقترحة سابقاً ببكتيريا *A. brasiiense* قد اكدتها ابحاث قام بها Tien وآخرون سنة ١٩٧٩ . حيث ازداد محتوى حامض اندول الخليك اربعة مرات في المحلول الزراعي في مدة اسبوعين وازداد السايتوكاينين وكذلك وجد الجبريلين في المحلول (منظم نمو ثالث.انظر الفصل السابع). اظهرت جذور الدخن اللولوئي pearl millet. زيادة نمو ملحوظة في محلول غذائي خالي من بكتريا *A. brasilense* . واصبحت الجذور الجانبية مغطاة بالشعْيرات الجذرية بصورة كثيفة وذات تفرعات كثيرة .

ان الملاحظات بان بكتيريا *A. brasilense* واحتمال تعايشات منطقة الجذور تنتج هرمونات تؤدي الى زيادة انتشار الجذور قد ترك سؤالاً بلا اجابة . وهو هل ان الفوائد التي يحصل عليها النبات ناجمة من التعايش من تثبيت النيتروجين او من زيادة انتشار وتغلغل الجذور المؤدية الى زيادة امتصاص العناصر الغذائية. وتؤكد بعض الدراسات الحديثة بأن تأثير الهرمون قد يكون هو المحفز الرئيسي .

ان الملاحظات الطويلة والخبرة في مراعي الحشائش في المناطق الاستوائية جعل الكثير يعتقد بأن التعايش في بيئة الجذور يساهم في توازن النيتروجين في تلك المراعي مع ذلك يتطلب اجراء ابحاث عديدة قبل توفير قياس جيد وخاصة قبل انتاج محاصيل الحبوب الملقحة ونتائج ثابتة وكفوؤة في تثبيت النيتروجين لتصبح عملية تطبيقية في الانتاج الزراعي .

العوامل الوراثية

ينظم اختزال النيتروجين الحوي الى امونيا (تثبيت النيتروجين) بانزيم النيتروجينز nitrogenase لاي مجتمع او تعايش . حيث ينظم انتاج انزيم النيتروجينز بواسطة جين ***nif*** وهو يقع على كروموسوم قريب من جين ***his*** الذي ينظم تمثيل الهستايدين histidine (Dixon and Postgate 1972) . لايثبت مستخلص انزيم النيتروجينز النقي النيتروجين لذا يمكن الافتراض بأن هناك اكثر من جين للبكتريا والنبات العائل تشترك في العملية الكلية للتثبيت .

ينظم جين ***gln*** تمثيل الكلوتامين glutamine الذي يسمح باستخدام مباشر للامونيوم بدلاً من الكوتاميت glutamate, Shanmugan et al. (1978). هذا وان الامونيا تثبط عمل جين ***nif*** . لقد تم تشخيص بعض طفرات سلاسلات الرايزوبيم القادرة على هذا التثبيط . اي ان هذه السلالات تستطيع تثبيت النيتروجين رغم وجود الامونيا .

ان حقيقة نقل جين ***nif*** بنجاح من البكتيريا المثبتة للنيتروجين ***Klebsiella pneumoniae*** الى بكتريا *Escherichia coli* وجعلها قادرة على تثبيت النيتروجين وتاكيداً على وجود الجين . وقد شخصت سلالات غير فعالة في تثبيت النيتروجين **(Brill 1974)** . وقد وجد ان عدم فعالية سلالات *R. trifolii* على البرسيم الاحمر ينظم بجينين **(Nutman 1968)** . اما فعالية اصناف البرسيم الاحمر كنباتات عائلة للبكتريا وهي نتيجة اربعة جينات . وان جيناً واحداً ينظم عدم تكوين العقد في فول الصويا غير المكونة للعقد الجذرية **(Caldwell et al. 1966)** (شكل ٦ ــ ٥) .
وهناك عدد كبير من العوامل الوراثية الاساسية الشائعة في الاحياء المثبتة للنيتروجين .

١ . معقد انزيم النيتروجينز Nitrogenase enzyme complex

يحوي معقد انزيم النيتروجينز على نوعين من البروتين : بروتين الحديد Fe protein . وهو الاصغر . ذو وزن جزيئي ٥٠,٠٠٠ ــ ٧٠,٠٠٠ وبروتين المولبيدينم ــ الحديد Mo-Fe protein (شكل ٦ ــ ٦) .

ويعتقد بأن النيتروجين يرتبط اولاً ببروتين المولبيدينم ــ الحديد عند اختزال الى امونيا . وان MgATP يرتبط ببروتين الحديد . وقد تم عزل انزيم النيتروجينز بصورة نقية (Carnaham et al. 1960)

ولا يستطيع معقد انزيم تثبيت النيتروجينز في المختبر مالم تتوفر متطلبات عديدة مهمة . وان الاوكسجين يثبط عمل مكونات انزيم النيتروجيز لذا يجب تنظيم مستوى الاوكسجين القريب من النيتروجيز بصورة دقيقة (Albrecht and Gaskins 1982) .

٢ . المختزلات

يعد تحويل N_2 الى N_4^+ عملية اختزال تتطلب وجود الالكترونات . ويعتقد بأن الالكترون المعطي هو بايريدين نيوكيليايدات pyridine nucleotides (ATP and NADPH) تختزل خلال الفيرودوكسين او الفلافودوكسين (Benemann and Valentine 1972)

وقد استخدمت بكتريا *C. pasteurianum* البيروفيت بكميات كبيرة لتوليد الالكترونات لاختزال الفيرودوكسين حيث تعطي كل جزيئة بيروفيت الكترونين $2e^-$ (Mortenson 1964) . وفي نظام الخلايا الحرة استعملت مادة $Na_2S_2O_4$ لاعطاء الالكترونات مباشرة الى النظام .

٣ . صبغة الهيموكلوبين البقولي Leghemoglobin في عقد البقوليات .

يتواجد الهيموكلوبين البقولي في انسجة عقد البقوليات ولا يتواجد في انظمة تثبيت النيتروجين الاخرى . وقد بينت الدراسات التي قام بها Virtanen واخرون (1949) بأن هذه الصبغة توجد في بعض الطحالب والخمائر ولا توجد في النباتات الراقية . لقد كان الاعتقاد السائد في السابق بان صبغة الهيموكلوبين البقولي في العقد الجذرية تتواجد في انسجة العقد بدلاً من البكتريود . الا ان المؤشرات الحديثة تؤكد وجوده داخل غلاف البكتريود المشتقة من خلايا العائل

(Bergersen 1971) . ان خلايا العائل الحاوية على البكتريود تكون اكبر حجماً من الخلايا غير المصابة (شكل ٦ ـ ٢) .
وتوجد علاقة ارتباط عالية بين فعالية انزيم النيتروجينيز وتثبيت النيتروجين في البقوليات مع محتوى الهيموكلوبين البقولي (صبغة وردية الى الحمراء) . اما اذا كان لون الصبغة اصفر الى جوزي فهذا يشير الى الشيخوخة senescence او اختلال وظيفة البكتريود . وعادة يكون بسبب الظروف غير الملائمة . وتدل العقد ذات اللون الابيض او الاخضر عادة على عدم كفاءة فعالية انزيم النيتروجينز . ان الاهمية الفسيولوجية لصبغة الهيموكلوبين البقولي غير مفهومة تماماً الا ان العقدة ربما تحتاجها في نقل الاوكسجين لتهجيز تنفس العقدة وانتاج الـ ATP . ويمكن الاستدلال على حالة تثبيت النيتروجين بالمحصول البقولي من اخذ عينات وقياس عدد حجم العقد الجذرية (كتلة العقد) ولونها .

٤ . مركب الـ ATP .

يعتبر هذا البيريدين النيوكلوتايد ضروري لان المركبات الاخرى الا تحل محله وان العامل المساعد له هو مركب MgATP وعادة يعتبر ٢٠ الى ٣٠ مول ATP ضروري لتحويل مول واحد من N_2 الى NH_4^+ ثم الى حامض الكلوتاميك glutamic acid (شكل ٦ ـ ٦) . وبعد ذلك تتكون الاحماض الامينية الاخرى من تحويل حامض الكلوتاميك . وعادة يتطلب ستة الكترونات لتحويل جزيئة واحدة من النيتروجين الى جزيئتين امونيا NH_3 . ويعد معدل التمثيل الضوئي العالي او مصدر اخر الكاربون ضروري لتجهيز المواد الضرورية للاكسدة والـ ATP من التنفس .

٥ . الوقاية من الاوكسجين .

بينما يحتاج تكوين العقد الجذرية واغلب الاحياء المثبتة للنيتروجين الى الاوكسجين . فهو يعد مثبطاً لفعالية انزيم النيتروجيز (Bond 1951) . فهو يحجب مناطق ارتباط النيتروجين و MgATP على بروتين المولبيدينم ـ الحديد وبروتين الحديد على التوالي (Albrecht and Gaskins 1982) . وفي بعض الاحياء يكون تثبيت النيتروجين على اقصاه عند جهد اوكسجين منخفض (٠,٢ ـ ٠,٨ ضغط عالي) الا ان وجود الاوكسجين يثبط جين *nif* بصورة كاملة في بكتيريا *C. pasteurianum*. كما وان بعض المركبات الاخرى علاوة على الاوكسجين مثل

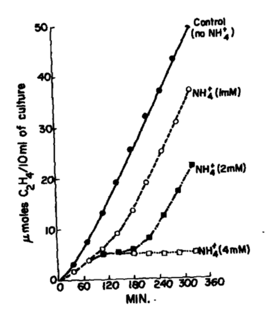
الهيدروجين واوكسيد الكاربون CO واوكسيد النيتروجين. تثبيط مستويات الاوكسجين القريبة من تراكيز الاوكسجين في الهواء الجوي فعالية انزيم النيتروجينز (Ljones 1974) ,ويعتقد بأن غلاف البكتريود يعمل على منع دخول الاوكسجين (شكل ٦ ـ ٢) .

العوامل البيئية ENVIRONMENTAL FACTORS

تؤثر العوامل البيئية التالية على تثبيت النيتروجين :

١ ـ نسبة الكاربون الى النيتروجين .

تؤثر زيادة كمية النيتروجين الى الكاربون في التربة او الوسط على عمل جين *nif* وبذلك يقلل تكوين العقد و / او فعالية انزيم النيتروجينز (شكل ٦ ـ ٨) . يثبط وجود النيتروجين المتيسر في التربة تكوين العقد وتثبيت النيتروجين في البقوليات (Fred et al. 1932) . بينما تؤدي الامونيا الى خفض تثبيت النيتروجين بدرجة كبيرة في البقوليات . فانها تثبط تثبيته بصورة كاملة في الاحياء حرة المعيشة (Brill 1980) .



شكل (٦ ـ ٨) فعالية انزيم النيتروجينيز المقدرة على اساس اختزال C_2H_2 بتراكيز مختلفة من الـ NH_4^+ كاتيونات الامونيوم في الوسط Quispel 1974 .

يعتمد التاثير السلبي للنيتروجين المتيسر الى حد ما على النوع المثبت للنيتروجين وعلى العوامل البيئية . وقد وجد بان النيتروجين الجاهز بكميات متوسطة ذو فائدة في تثبيت او ترسيخ بعض البقوليات . ومع ذلك فان الفوائد الفعلية او العملية من تسميد البقوليات بالنيتروجين عادة صغيرة او معدومة . على سبيل المثال ، حصل Hinson (1975) على وزن مادة جافة للجزء العلوي للنبات والجذور اكثر معنوياً من المعاملات المسمدة بالنيتروجين لفول الصويا المزروعة في اصص (سنادين) الا ان عدد العقد وزنها قد انخفض . وفي التجارب الحقلية ، كان النمو الخضري اكثر من المعاملات المسمدة بالنيتروجين ، الا انه لم يحصل تاثير على الحاصل . ومع ذلك فقد وجد زيادة في حاصل البذور من اضافة النيتروجين الى اللوبيا والبزاليا (Mahon and Child 1979; Minchin et al. 1981) . وعموماً فان الفاصوليا لاتشابهة اغلب البقوليات لانها لاتستجيب الى السماد النيتروجيني اذا كان محتوى التربة من النيتروجين منخفض .

٢ ـ العناصر المعدنية

المتطلبات المعدنية للاحياء المثبتة ضرورية كضرورتها للنباتات الاخرى . ويجب الانتباه والعناية بالتربة الفقيرة او ذات المحتوى القليل من المولبيدينم والحديد والكبريت بسبب ان هذه العناصر مكونات لانزيم النيتروجيز . كما ان فعالية انزيم النيتروجيز تستجيب الى العناصر الكبرى الاخرى . فقد وجد Lynd واخرون (1981) بأن نمو العقد وفعالية انزيم النيتروجينيز والانزيمات المساعدة للنيتروجين (مثل glutamate synthetase او GOGAT) في الكشوف الزغبي hairy vetch ازدادت معنوياً باضافة السماد البوتاسي (جدول ٦ ـ ٥) . كما يستجيب نمو البقوليات وتثبيت النيتروجين الى الفسفور . وقد لوحظ بأن النحاس ضروري لتكوين العقد الجذرية ربما بسبب دورة في نظام السايتوكروم والتنفس التاكسدي (Cartwright and Hallsworth 1970) . وعموماً فان تعايشات الرايزوبيم والبقوليات حساسة لل pH المنخفض وخاصة البقوليات المتاقلمة للمناطق المعتدلة .

جدول (٦ ـ ٥) تأثير البوتاسيوم (K) والكالسيوم (Ca) على نمو وتثبيت النيتروجين في الكشوف الزغبي .

الصفات المقاسة	السماد*			
	صفر	K	Ca	K + Ca
الوزن الجاف (غم / نبات)	١,٧٨	١,٨٥	١,٩١	١,٣٨
الوزن الطري للعقد الجذرية (ملغم / نبات)	٥٥٢	٧٤٥	٦٧٨	٩٢٩
فعالية النيتروجينيز (مايكرومول غم / ساعة)	٣٢,٥	٣٢,٥	٢٠,٩	٣٦,١
فعالية انزيمات الـعقدة (مايكروغرام / غم / العقدة)	٣٣٦١	٥١٥٤	٢٥٦٣	٥٢٠٨

المصدر Lynd et al. 1981

* مستوى الفسفور في التربة عالي

٣ ـ مبيدات الفطريات Pesticides

يؤدي معاملة البذور بالمبيدات وخاصة مبيدات الفطريات الزئبقية الى تقليل عدد الاحياء المثبتة للنيتروجين وعدد العقد الجذرية (Vincent 1974) .

٤ ـ العوامل الجوية .

تقلل الحرارة والجفاف مجتمع البكتريا والنيتروجين المثبت (جدول ٦ ـ ٢) . ادت درجة الحرارة المنخفضة (٥°م) الى تقليل تثبيت النيتروجين الى الصفر . ويعود التأثير اساساً الى تقليل تكوين العقد الجذرية بدلاً من تقليل فعالية انزيم النيتروجينيز (Roughley 1970; Lie 1974) . وتتكون العقد الجذرية في نباتات البازلاء بصورة جيدة بدرجة حرارة ٢٦°م وليس بدرجة حرارة ٢٠°م ويتغاير تأثير درجة الحرارة على تثبيت النيتروجين كثيراً . وهذا يعتمد على نوع التعايش او التصاحب بين الرايبوزيم والبقول (Lie 1974) . وتكون الرايزوبيم المصاحبة للبقوليات المتاقلمة للمناطق المعتدلة فعالة عند درجة حرارة منخفضة الى ٧°م

والبقوليات المتاقلمة للمناطق الاستوائية عند درجة حرارة اقل من ٢٠°م . بينما يتوقف تثبيت النيتروجين في تعايش الرايزوبيم (Roughley 1970) .

وان درجة الحرارة المثلى لتثبيت النيتروجين في البقوليات المتاقلمة للمناطق المعتدلة تتراوح من ٢٠ ـ ٢٥°م . بينما تتراوح من ٣٥ ـ ٤٠°م بالنسبة للبقوليات المتاقلمة للمناطق الاستوائية . ان اغلب البقوليات من اصل منطقة البحر الابيض المتوسط وقد نشات في مناخ يتصف بأنه معدل الشتاء رطب والصيف ملائم لنمو محاصيل الموسم البارد .

لقد وجد بأن رطوبة تربة المساوية الى ٢٥ ـ ٧٥ ٪ من السعة الحقلية مثالية للتثبيت التكافلي في فول الصويا والجت (Fred et al. 1932) . ويجب ان يبقى المحتوى الرطوبي للعقد الجذرية حوالي ٨٠ ٪ لاجل ابقائها وقد وجد في فول الصويا بان رطوبة الترب قرب السعة الحقلية مثالية عند درجات الحرارة العالية في البيت الزجاجي . الا ان رطوبة التربة وعمق وضع اللقاح البكتيري عند درجات حرارة معتدلة لم تؤثر على تثبيت النيتروجين (Wilson 1975) . وبصورة عامة تؤدي الرطوبة الزائدة او الغمر بالماء الى تقليل تثبيت النيتروجين . ربما بسبب تقليل تنفس الجذور وانتاج الـ ATP . ولم يقلل الغمر بالماء فعالية انزيم النيتروجينيز nitrogenase في *Aeschynomene* . بينما ادت قلة الرطوبة الى خفض فعالية الانزيم (Albrecht et al. 1981a)

٥ ـ الكالسيوم والـ PH :

قد يكون تأثير الـ pH على تثبيت النيتروجين مباشراً او غير مباشراً . وتكون التربة الحامضية خالية من الرايزوبيم (Mulder and Van Veen 1960) . كما وجد بان العقد الجذرية المتكونة في الترب الحامضية تكون عادة من سلالات بكتيرية غير فعالة (Holding and Lowe 1971) . وكذلك يؤثر pH الوسط مباشرةً على تكون العقد . حيث تبدأ العقدة بالظهور على الجذور في المحلول الغذائي خلال ٣ ـ ٥ ايام عند pH مرتفع نسبياً (Lie 1974) . وتعد مرحلة التواء الشعرية الجذرية قبل الاصابة المرحلة الحساسة في تكوين العقد الجذرية (Munns 1969) .

يعتبر الكالسيوم ضروري لنمو النبات ومرستيم العقدة . وان حاجة المحصول البقولي الى الكالسيوم اقل بكثير من حاجة التعايش له وخاصة تعايشات البكتريا والبقوليات المتاقلمة للمناطق المعتدلة وبدون توفر كمية وفيرة من الكالسيوم يحصل نمو شاذ واجهاض لمرستيمات العقدة .

وتعتبر بكتريا *R. meliloti* المثبتة للنتروجين في نبات البرسيم الحلو والجت ذات متطلبات pH عالي

٦ ـ ثاني اوكسيد الكاربون .

يحوي عادة جو بكتيريا تثبيت النيتروجين على تركيز اعلى من ثاني اوكسيد الكاربون (١٠ـ١٠٠ مرة) وعلى تركيز اقل من الاوكسجين من الهواء الجوي وتتطلب الرايزوبيم في الاوساط النقية وجود ثاني اوكسيد الكاربون للنمو المثالي في الوسط **(Lowe and Evans 1962)** . ويشجع تركيز ثاني اوكسيد الكاربون بمحتوى ٤ ٪ على تثبيت النيتروجين **(Mulder and Van Veen 1960)** . تؤدي الظروف الملائمة الجيدة لنمو الجذور وتنفسها الى عدم الحاجة لاضافة ثاني اوكسيد الكاربون خلال انزيم pep carboxylase. .

الخلاصة :

تحوي المادة الجافة للنبات على ١ ٪ نيتروجين . ويعد النيتروجين عامل محدد رئيسي في انتاج المحاصيل ويسد مصدر تثبيت النيتروجين الجوي بايولوجيا نصف متطلبات النيتروجين على سطح الكرة الارضية ويأتي النصف الاخر من التثبيت التجاري بواسطة عملية هابر بوش . ماعدا كمية قليلة نسبياً يساهم بها تثبيت النيتروجين بواسطة البرق .

تملك انواع عديدة من النباتات الواطئة التي تشمل على البكتريا والاكتينومايسيدات والطحالب الخضراء المزرقة القدرة على التثبيت النيتروجي الجوي بايولوجيا اما كاحياء حرة المعيشة او الاحياء التي تتعايش مع النباتات . تعد بكتيريا الرايزوبيم المثبتة للنيتروجين تكافليا مع البقوليات اهم الاحياء من الناحية الزراعية حيث تستطيع تثبيت مئة كغم من النيتروجين بالهكتار بالموسم . وتثبت عادة بكتريا حرة المعيشة (*Azotobacter Clostridium*) والطحالب المزرقة حوالي ربع هذه الكمية . الا انها ذات اهمية كبيرة في المحافظة على توازن النيتروجين في النظام البيئي الطبيعي (الغابات واراضي الحشائش) وتكون بعض انواع البكتريا من عائلة Azotobacteraceae (مثل *Azospirillum*) مستعمرات وتعايشات في منطقة بيئة الجذور الهشة قادرة على تثبيت النيتروجين وخاصة مع حشائش رباعية الكاربون C_4 والتي يبدو بانها تصدر نواتج تمثيل الى منطقة الجذور اكثر من نباتات ثلاثية الكاربون C_3 وبذلك تدعم هذه العملية . ولحد الان ان نتائج التجارب حول قدرة هذه البكتريا على تثبيت النيتروجين واهمية اضافة اللقاح لنباتات الحشائش ذات تغاير كبير واحيانا ذات نتائج غير مشجعة .

وبغض النظر عن النظام فان تثبيت النيتروجين بايولوجياً يتم بمساعدة معقد انزيم النيتروجينيز الذي يحوي على بروتين الحديد وبروتين الموليبدينم ـ حديد وينظم انتاج النيتروجينيز بواسطة جين الـ *nif* . تشمل متطلبات فعالية النيتروجيز العالية على : (١) بيئة خالية من الاوكسجين ، (٢) مستويات قليلة من النيتروجين المتيسر مثل الامونيا (٣) مستويات عالية من الكاربون المتيسر لتوفير الطاقة للنظام ولحماية النيتروجينيز ضد تثبيط الاوكسجين وتحافظ البقوليات على تهجيز مستمر للكاربون من التمثيل الضوئي . الا ان الاحياء غير ذاتية التغذية حرة المعيشة لاتملك مصدر للتمثيل الضوئي . وربما يعد توفير الكاربون العامل الاكثر

تحديداً لتثبيت النيتروجين في بكتريا حرة المعيشة. وتتطلب الرايزوبيم المثبتة للنيتروجين في البقوليات المتاقلمة للمناطق المعتدلة درجات حرارة اساسية منخفضة و pH عالي مقارنة مع البقوليات المتاقلمة للمناطق الاستوائية (مثل فستق الحقل واللوبيا) .

تساهم الطحالب الخضراء المزرقة (وخاصة *Nostoc* و *Anabaena*) في توازن النيتروجين في البيئات الرطبة. وتعد الطحالب الخضراء المزرقة ذات اهمية كبيرة في زراعة الرز. وتوضح الدلائل الحديثة بأن مساهمة الطحالب الخضراء المزرقة في توازن النيتروجين في حقول الرز ذات الانتاجية الجيدة صغيرة نسبياً . ويعد ذلك اساساً الى التظليل بالكساء الخضري للرز .

تنتج البقوليات عقد جذرية ذات حجم وشكل متباين ويعتمد ذلك على انواع وفترة الفعالية المرستيمية للعقدة للنوع . وتستطيع عادة انواع الرايزوبيم اصابة عدد من انواع البقوليات (مجاميع التقليح الخلطي) الا ان بعض انواع الرايزوبيم متخصصة (مثل رايزوبيم فول الصويا) . وتختلف سلالات الرايزوبيم في مدى فعاليتها حيث تتراوح من عدم التثبيت الى التثبيت الفعال للنيتروجين .

يمكن ان تبقى الرايزوبيم بحالة متباينة التغذية في التربة سنوات عديدة بدون وجود المحصول البقولي العائل . وتكون مجتمعات السلالات المستوطنة عقداً على بادرات المحاصيل البقولية بعد تلقيحها بسلالات جديدة اضافية . وتساعد مستويات الكالسيوم والفسفور والبوتاسيوم في التربة على بقاء الرايزوبيم حية ، وفعالية عالية لانزيم النيتروجيز وفعالية الانزيمات المرتبطة بانزيم النيتروجيز . وقد يكون للتلقيح البكتيري محاسن في تثبيت النيتروجين في البقوليات المزروعة حديثاً في المناطق التي لا يتواجد فيها مجتمعات من الرايزوبيم لتلك البقوليات او التي انخفضت فيها اعداد الرايزوبيم بدرجة كبيرة بسبب ظروف التربة غير الجيدة .

References

Albrecht, S. L., and M. H. Gaskins. 1982. Univ. Florida–USDA. Unpublished report.
Albrecht, S. L., J. M. Bennett, and K. H. Quesenberry. 1981a. Plant Soil 60:309–15.
Albrecht, S. L., Y. Okon, J. Lonnquist, and R. H. Burris. 1981b. Crop Sci. 21:301–6.
Alexander, M. 1961. Introduction to Soil Microbiology. New York: Wiley.
Bell, F., and P. S. Nutman. 1971. Plant Soil Spec. Vol., pp. 231–34.
Benemann, J. R., and R. C. Valentine. 1972. Adv. Microbiol. Physiol. 8:59–104.
Bergersen, F. J. 1971. Annu. Rev. Plant Physiol. 22:121–40.
Bond, G. 1951. Ann. Bot. n.s. 15:95–108.
______. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Bouton, J. H., R. L. Smith, S. C. Schank, G. W. Burton, M. E. Tyler, R. C. Littell, R. N. Gallaher, and K. H. Quesenberry. 1979. Crop Sci. 19:12–16.
Brill, W. J. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
______. 1980. In The Biology of Crop Production, ed. P. S. Carlson. New York: Academic Press.
Buchanan, R. E., and N. E. Gibbons. 1974. Bergey's Manual of Determinate Bacteriology. 8th ed. Baltimore: Williams and Wilkins.
Buresh, R. J., M. E. Casselman, and W. H. Patrick, Jr. 1980. Adv. Agron. 33:149–92.
Caldwell, B. E., and G. Vest. 1968. Crop Sci. 8:680.
Caldwell, B. E., K. Hinson, and H. W. Johnson. 1966. Crop Sci. 6:495–96.
Carnaham, J. H., L. E. Mortenson, N. F. Mower, and J. E. Castle. 1960. Biochim. Biophys. Acta 39:188–89.
Cartwright, B., and E. G. Hallsworth. 1970. Plant Soil 33:685–98.
Cohen, E., Y. Okon, J. Kigel, I. Nur, and Y. Henis. 1980. Plant Physiol. 66:746–49.
Dixon, R. A., and J. R. Postgate. 1972. Nature 237:102–3.
Dobereiner, J., and J. M. Day. 1976. In Proc. Int. Symp. Nitrogen Fixation I, ed. W. E. Newton and C. J. Nyman. Pullman: Washington State University Press.
Elkins, D. M., G. Hamilton, C. K. Y. Chan, M. A. Briskovich, and J. W. Vandeventer. 1976. Agron. J. 68:513–17.
Emerich, D. W., and H. J. Evans. 1980. In Biochemical and Photosynthetic Aspects of Energy Production, ed. A. San Pietro. New York: Academic Press.
Fred, E. B., I. L. Baldwyn, and E. MacCoy. 1932. Root Nodule Bacteria and Leguminous Plants. Madison: University of Wisconsin Press.
Gibson, A. H. 1977. CSIRO Div. Plant Ind. Annu. Rep., pp. 33–39.
Henzell, E. F. 1968. Trop. Grassl. 2:1–17.
Hinson, K. 1975. Agron. J. 67:799–804.
Holding, A. J., and J. F. Lowe. 1971. Plant Soil Spec. Vol., pp. 153–66.
Huang, C. 1978. Bot. Bull. Acad. Sin. 19:41–52.
Johnson, H. W., U. M. Means, and C. R. Weber. 1965. Agron. J. 57:179–85.
Jones, K. 1974. J. Ecol. 62:553–65.
Lie, T. A. 1971. Plant Soil 34:663–73.
______. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Lowe, R. H., and H. J. Evans. 1962. Soil Sci. 94:351.
Ljones, T. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Lynd, J. Q., E. A. Hanlon, Jr., and G. V. Odell, Jr. 1981. Soil Sci. Soc. Am. J. 45:302–6.

Mahon, J. D., and J. J. Child. 1979. Can. J. Bot. 57:1687–93.
Minchin, F. R., R. J. Summerfield, and M. C. P. Neves. 1981. Trop. Agric. [Trinidad] 58:1.
Mortenson, L. E. 1964. Proc. Natl. Acad. Sci. [U.S.] 52:272–79.
Mulder, E. G., and S. Brotonegoro. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Mulder, E. G., and W. L. Van Veen. 1960. Plant Soil 13:91–113.
Munns, D. N. 1969. Plant Soil 30:117–19.
Newcomb, D., R. L. Peterson, D. Cullaham, and J. G. Torrey. 1978. Can. J. Bot. 56:502–31.
Neyra, C. A., and J. Dobereiner. 1977. Adv. Agron. 29:1–38.
Nutman, P. S. 1954. Heredity 8:35–46.
______. 1962. Soil Microbiol. Dep., Rothamsted Exp. Stn., Annu. Rep., pp. 79–80.
______. 1965. In Ecology of Soil-borne Plant Pathogens, ed. K. F. Baker and W. C. Snyder. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
______. 1968. Heredity 23:537–51.
Quispel, A., ed. 1974. The Biology of Nitrogen Fixation. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Rice, E. L. 1980. Bot. Bull. Acad. Sin. 21:111–17.
Roughley, R. J. 1970. Ann. Bot. n.s. 34:631–46.
Ruinen, J. 1956. Nature 177:220.
______. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Russell, E. W. 1950. Soil Conditions and Plant Growth. London: Longmans, Green.
Schank, S. C., K. L. Wier, and I. C. McRae. 1981. Appl. Environ. Microbiol. 41:342–45.
Schubert, K. R., and J. H. Evans. 1976. Proc. Natl. Acad. Sci. [U.S.] 73:1207–11.
Shanmugan, K. T., R. O'Gara, K. Andersen, and R. C. Valentine. 1978. Annu. Rev. Plant Physiol. 29:263–76.
Sorokin, H., and A. L. Sommer. 1940. Am. J. Bot. 27:308–18.
Stewart, W. D. P. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Sundara Rao, W. V. B. 1971. Plant Soil Spec. Vol., pp.287–91.
Tien, T. M., H. M. Gaskins, and D. H. Hubbell. 1979. Appl. Environ. Microbiol. 37:1016–24.
Trinick, M. J. 1976. In Proc. Int. Symp. Nitrogen Fixation, ed. W. E. Newton and C. J. Nyman. Pullman: Washington State University Press.
Tu, J. C. 1974. J. Bacteriol. 119:986–91.
Vincent, J. M. 1974. In The Biology of Nitrogen Fixation, ed. A. Quispel. Amsterdam, Oxford: North-Holland.
Virtanen, A. I., J. Jorma, H. Linkola, and A. Linnasalmi. 1947. Acta Chem. Scand. 1:90–111.
Waksman, S. A. 1952. Soil Microbiology. London: Chapman and Hall.
Wetselaar, R. 1967. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 7:518–22.
Whitney, A. S. 1967. Agron. J. 59:585.
Williams, C. H. 1970. J. Aust. Inst. Agric. Sci. 36:199–205.
Wilson, D. O. 1975. Agron. J. 67:76–78.
Winter, H. C., and R. H. Burris. 1976. Annu. Rev. Microbiol. 110:207–13.
Yoshida, T. 1981. Unpublished seminar paper, University of Florida, Gainesville.



تنظيم نمو النبات :

PLANT GROWTH REGULATION

ينظم نمو وتكوين النبات تركيز قليل جداً من مواد كيمياوية تسمى مواد نمو النبات *plant growth substances* او هورمونات النمو *growth hormones* او الفايتوهورمونات *phytohormones* او منظمات النمو *plant growth regulators* (PGRs) . ان مفهوم تنظيم نمو وتكوين النبات بمواد تنتج بكميات قليلة في احد اعضاء النبات وتعمل استجابة في عضو اخر قد افترضت من قبل العالم Julius von Sachs وهو اب علم فسيولوجيا النبات في النصف الاخير من القرن التاسع عشر. وقد اويدت ملاحظاته من قبل جارلس دارون Charles Darwin في سنة ١٨٨٠ في تجارب اجراها حول تأثير الضوء والجاذبية على نمو النبات . فقد لاحظ ان بادرات حشيش الكناري canarygrass تنحني باتجاه مصدر الضوء (الانتحاء الضوئي phototropism) مالم تكن مغطاة قمم البادرات بغطاء رقيق من القصدير . وقد استنتج بان المحفز الضوئي ينتج في قمة الرويشة . الا ان الاستجابة تحصل في انسجة الجزء السفلي من الرويشة .

الا ان التأثير الكبير لمنظمات النمو في الزراعة الحديثة قد بدا باستخدام مبيدات الادغال من نوع الاوكسينات في نهاية الحرب العالمية الثانية . وفي الوقت الحاضر تستخدم منظمات النمو لتنظيم عمليات فسيولوجية عديدة في انتاج المحاصيل تشمل على التزهير والاثمار (عقد الثمار) وتوزيع نواتج التمثيل والانبات والتكاثر واعاقة النمو وتسقيط الاوراق والنضج بعد الحصاد . ولا يمكن زراعة الانسجة والكلونات Cloning (التكاثر بالاجزاء الخضرية من نبات واحد) بدون استخدام منظمات النمو .

وتعامل اغلب حقول التبغ التجارية في الولايات المتحدة بمنظمات النمو لمنع تكوين التفرعات او الخلف suckering (نمو سيقان جديدة من البراعم الموجودة في ابط الاوراق) .

تستخدم منظمات النمو كمبيدات ادغال على ما يقارب جميع الاراضي المزروعة بالمحاصيل في الدول الصناعية ويعد انتاج هذه المبيدات صناعة بمليارات الدولارات . وتستخدم منظمات النمو بكميات كبيرة على المحاصيل البستانية لتنظيم النمو والتكوين وخاصة في انتاج الثمار . ان نباتات المحاصيل الحقلية ذات دورات تربية قصيرة نسبياً لذا من الممكن الحصول على سيطرة وراثية عن طريق التربية والانتخاب لمستويات هورمونات داخلية التي تعطي استجابات فسيولوجية مرغوبة . يعتبر التبغ شاذ عن هذه القاعدة (كالشعير والحنطة حيث تستخدم منظمات النمو في اوربا لتنظيم نمو التفرعات) . وكلما انتجت منظمات نمو فعالة تحسن او ازداد فهم فعاليتها . ولقد تطورت عبر الزمن طرق اضافة التراكيز المطلوبة لاستجابة الاعضاء . هذا وقد يزداد استخدام منظمات النمو في انتاج المحاصيل الحقلية مستقبلاً . •

المصطلحات والتقسيم : Terminology and Classification

يعطي تعبير منظم نمو النبات مجموعة واسعة من المواد العضوية (غير الفيتامينات والعناصر الصغرى) والتي تشجع او تثبط او تحور العمليات الفسيولوجية بتراكيز قليلة جداً Wareing and Phillips 1978 تسمى منظمات النمو الداخلية ***Endogenous*** (تنتج داخل النبات) بالهورمونات النباتية او الفايتوهورمونات . ان اصل مصطلح هورمون قد جاء من فسيولوجيا الحيوان حيث يعني بان مادة تتمثل في احد الاعضاء ومن ثم تحفز استجابة في عضو اخر . ان الهورمونات النباتية غير متخصصة للعضو الذي تتمثل به او عضو الاستجابة كالهورمونات الحيوانية . الا انها تتبع هذا النمط او السلوك .

وسواء كانت منظمات النمو داخلية او خارجية ***exogenous*** (تنتج خارج النبات) فانها تقوم اساساً بنفس الاستجابة للنبات . على سبيل المثال . ان منظمي النمو المصنعة 2,4- dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) وبايكلورام picloram قد حلت بدل من حامض البيكلونك picolinic acid (التوردون

(Tordon)) . وهي ذات فعالية متساوية على مزارع الانسجة في المختبر . ان الاوكسين المصنع ضروري بسبب ان النسيج قد فصل عن مصدر الاوكسين الطبيعي Col lins et al. 1978) . تحفز منظمات النمو المصنعة عندما تكون في تراكيز مناسب تكوين الكالوس *callus* (تكوين كتلة خلايا غير متميزة) وتميز الاعضاء والشكل الظاهري للنبات من خلية برنكيمية واحدة . مثل لب التبغ وجذور الجزر وورقة البطاطا .

تقسم منظمات النمو حالياً الى خمسة مجاميع هي : الاوكسينات والجبرلينات والسايتوكابتيينات ومثبطات النمو والاثلين . وهناك هورمونين لايدخلان ضمن المجاميع أنفة الذكر هما brassinalide وهو steroid, و triacontanol وهو كحول وهذا الاخير يستطيع انتاج تحفيز كبير للنمو . وقد تم عزلهما حديثاً الاول من بذور السلجم (*Brassica napus*) . والثاني من بعض النباتات الراقية (Thomas 1976) . وبسبب هذه المواد والتي سوف يتم اكتشافها مستقبلاً فقد يحتاج التقسيم الحالي الى اعادة النظر وقد تم انتاج العديد من الهورمونات الصناعية المناظرة لاغلب الهورمونات في الاقسام الخمسة وللعديد منها اهمية تطبيقية زراعية .

ويجب ان يتصف المركب ببعض الصفات حتى يمكن اعتباره فايتوهورمون

١ ـ موضع التمثيل يختلف عن موضع الفعالية فمثلاً يكون التمثيل في البراعم والاوراق الحديثة والاستجابة تكون في السيقان والجذور او اعضاء اخرى) ؛

٢ ـ الاستجابة تكون بكميات قليلة جداً (التركيز منخفض لحد ١٠⁻٩ مول) ؛

٣ ـ لا تشبه الفيتامينات والانزيمات حيث تكون الاستجابة تكوينية ومرنة (غير عكسية) (مثل استجابات الانتحاء) .

احياناً يكون التحفيز الطبيعي للفايتوهورمون اقل من المثالي ويتطلب مصدر خارجي لانتاج التحفيز المطلوب . وان عمل مبيدات الادغال مثلاً جيداً لسلوك الاوكسينات عندما تكون بكميات اكثر من الحد المثالي . وتعمل عادة الفايتوهورمونات مع الهورمونات الاخرى لاحداث الاستجابة .

الاوكسينات Auxins

الاوكسيني هو التعبير الشامل لمواد النمو التي تحفز التوسع الخلوي . الا ان الاوكسينات تبين ايضاً مدى واسع من استجابات النمو (جدول ٧ ــ ١) . كما وان عدداً من المواد الطبيعية تؤدي فعالية الاوكسين . ويعد حامض الاندول خليك indoleacetic acid (IAA) او مركب عزل وشخص وهو الاوكسين السائد في النباتات .

اوضح Paal و Boysen-Jensen قبل حوالي خمسون عاماً بان محفز النمو ينتج في قمة الرويشة coleoptile tip ومن ثم ينتقل الى منطقة الانحناء كما افترض دارون Wareing and Phillips 1978 ولاحظ Paal and Boysen-Jensen بانه عند ازالة قمة الرويشة ووضعها على جانب واحد من الرويشة المقطوعة فان النمو والانحناء يحصل مباشرة اسفل ذلك الجانب . كما ويمكن نقل المحفز خلال طبقة من جل الاكر agar gel توضع بين القمة ومنطقة الانحناء . ولكن لم يحصل ذلك باستخدام طبقة من المايكا mica .

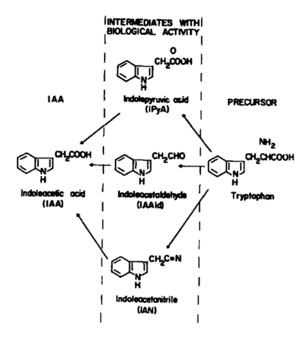
وجاء التقدم الكبير في معرفة تنظيم نمو النبات من الابحاث التي قام بها F. W. Went في العشرينات من هذا القرن حيث عمل في مدينة Utrecht في هولندا ثم في الولايات المتحدة (Went and Thimann 1937) . لقد استخلص المادة الفعالة من قمم الرويشة على جل الاكر . وعند وضع جزءاً صغيراً من جل الاكر الحاوية على المادة المستخلصة على جانب واحد من الرويشة المقطوعة القمة حصل انحناء للرويشة . وكان الانحناء يتناسب مع تركيز المستخلص بالاكر . وقد ادى ذلك الى تطوير او اختبار كمي للاوكسينات وسمي باختبار انحناء الشوفان *Avena* curvature test . وقد اعطى هذا الاختبار الفعال دفعاً لبحوث الاوكسين . وقد تم عزل وتشخيص IAA بحالة نقية من قبل Kogl, Haagen-Smith, and Erxleben في سنة ١٩٣١ . وحالاً اكتشفت القدرة والاهمية الزراعية لـ IAA ولكن بسبب عدم الثبات النسبي للـ IAA لم تكن استخداماته ممكنة بصورة واضحة . ومنذ ذلك الحين تم صنع اوكسينات عديدة استخدمت بصورة واسعة في الزراعة (انظر شكل ٧ ــ ٢) .

جدول (٧ ـ ١) فعالية الهورمونات في نمو وتكوين النبات

	الاوكسين	الجبريلين	السايتوكاينين	مثبطات النمو (حامض الايسيسيك)	الاثيلين
الانقسام الخلوي		×	×		
طراوة جدار الخلية					
إستطالة الخلايا	×	×	×		
نشوء الجذور	×		×		
تكوين الكالوس	×		×		
تكوين الخشب	×		×		
زيادة التنفس وامتصاص K^+					
تمثيل RNA والبروتين	×	×	×		
إستطالة الساق	×	×			
نمو البراعم الجانبية	×		×	×	×
تحرير انزيم α-amylase		×			×
السكون	×	×	×	×	×
الحداثة	×	×			
معدل النمو	×	×	×	×	
نشوء الازهار	×	×	×	×	×
تحديد الجنس	×	×	×		×
عقد الثمار	×	×	×		×
نمو الثمار	×	×	×		×
نضج الثمار	×	×	×		×
تكوينْ الدرنات	×	×	×	×	×
الانفصال	×	×	×	×	×
التجذير	×	×	×		×
الشيخوخة	×	×	×	×	×
أنبات البذور		×	×		

المصدر Leopold and Kriedemann 1975

بينما يعتبر IAA الاوكسين الاساسي في النباتات . فقد تم تحويل عدد من المواد الطبيعية المشابهة للاوكسين (مماثلة) الى IAA (شكل ٧ ـ ١) . تعتبر المركبات Indoleacetonitrile (IAN) وحامض الاندول بايروفك indolepyruvic acid (IPyA) و indoleacetaldehyde (IAAld) وسطية لتمثيل IAA من الاحماض الامينية التي تكون التربتوفين tryptophan (شكل ٧ ـ ١) . ويعد الـ IAN اول هورمون استخلص من اوراق وسيقان النباتات الـراقية (العائلـة..الصليبيـة (Cruciferae) (Jones et al. 1952)



شكل (٧ ـ ١) التمثيل الحيوي لحامض الاندول خليك IAA مـن الحامـض الامينـي التريبتوفين وتتكون مركبات وسطية IPyA, IAAld. و IAN التي تكون ذات فعالية اوكسينية منخفضة .

لايتواجد الـ IAA عادة بحالة نقية في الطبيعة بل انه يكون مخلوط مع حامض الاسكوربك والسكريات والاحماض الامينية والمركبات العضوية الاخرى (صورة مقيدة) . تتحول الاشكال او الصور المقيدة بسهولة الى IAA الحر بالتحلل الانزيمي

تعتبر الـ phenoxyacetic, والـ naphthaleneacetic, picolinic وحامض البنزويك والـ dinitrophenols اوكسينات مصنعة ذات استخدام زراعي مهم . وخاصة كمبيدات ادغال (شكل ٧ ـ ٢) . لقد طور مبيد الادغال الـ 2,4-D في الولايات المتحدة خلال الاربعينات والمبيد المماثل له (MCPA) 2-methyl,4-chlorophenoxyacetic acid قد طور بنفس الوقت في انكلترا . واصبح الـ 2,4-D المناظر لـ 2,4,5-tri chlorophenoxyacetic acid (عامل البرتقال او 2,4,5-T. مبيد شائع الاستخدام لمقاومة الادغال عريضة الاوراق . الا ان استخدامه منع مؤخراً بسبب عدم نقاوته واحتوائه على الـ dioxin الذي قد يسبب السرطان . الدايكميا Dicamba من مشتقات حامض النبترويك والبيكلورام picloram من مشتقات البيكولنيك وهي اوكسينات ومبيدات ادغال فعالة .

2,4-Dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)

α-Naphthaleneacetic acid (NAA)

3,6-dichloro-o-anisic acid (dicamba) (Banvel D)

3-amino-2,5-dichlorobenzoic acid (amiben) (chloramben)

4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid (picloram) (Tordon)

شكل (٧ ـ ٢) الصيغ التركيبية لبعض الاوكسينات المصنعة المستخدمة تجارياً في الزراعة الـ 2,4-D والبيلكورام (التوردون) وهي تستخدم كمبيدات ادغال وفي زراعة الانسجة

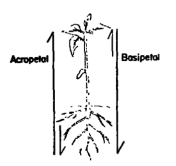
لقد تم تصنيع مئات المركبات المماثلة للاوكسينات . الا ان فعالية هذه المركبات لم تكن جميعها مشابهة لفعالية الاوكسينات . لقد وجد انه من الضروري ان يتصف الاوكسين بتركيب كيمياوي خاص للجزئيات وصفات موضعية او مكانية (Leopold and Kriedemann 1975) مثل حلقة غير مشبعة وسلسلة جانبية حامضية وعلاقة مكانية خاصة بين الحلقة والسلسلة الجانبية .

ايض الاوكسين AUXIN METABOLISM

يرتبط مستوى وفعالية الاوكسين الداخلية بالتوازن بين التمثيل والفقد في الانتقال والايض. تنتج الاوكسينات في انسجة مرستيمية فعالة (مثل البراعم والاوراق الحديثة والثمار). ويحصل ثبوت او عدم انتقال الاوكسينات بالاكسدة الضوئية photooxidation والاكسدة الانزيمية (بانزيم (IAA-oxidase) خلال النبات وخاصة في الانسجة القديمة (Wareing and Phillips 1978) ان حدوث عملية Peroxidation اي تكوين (H_2O_2) بيروكسيد الهيدروجين في النبات بوجود الاوكسجين (O_2) يقلل من فعالة الاوكسين. كما ان وجود الاوكسين مع بعض المركبات العضوية (مثل حامض الاسكوربيك والاحماض الامينية والسكريات) يقلل من فعاليتها.

يكون انتقال الاوكسينات حركة سفلية *basipetal* اي من القمة الى القاعدة (مثل ٧ ـ ٣). ولم يغير عكس نهايات اجزاء الساق هذه الحركة القطبية polarity . الا ان الدراسات الحديثة باستخدام النظائر المشعة للـ IAA اظهرت وجود حركة راسية *acropetal* (من القاعدة الى القمة) (Wareing and Phillips 1978)

ان معدل سرعة انتقال الـ IAA خطية وتحصل بحوالي ٦ ملم / ساعة وسرعة الـ 2,4-D حوالي ١ ملم / ساعة. وبصورة عامة يكون انتقال الاوكسين خلال الانسجة الحية *symplastic* (في اللحاء) وفعال اي ان السرعة تنخفض بدون الاوكسين او بوجود ثاني اوكسيد الكاربون (CO_2) . وقد تسبب المستويات العالية للاوكسينات حصول انتقال بالانسجة الميتة *apoplastic* (في الخشب) علاوة على الانتقال بالانسجة الحية. وبما ان انتقال الاوكسينات لايتوقف في ظروف تواجد النايتروجين (N) فان هذا يدل على وجود انتقال وحركة فعالة وغير فعالة (Leopold and Kriedemann 1975) . وتؤدي منظمات النمو الاخرى كالسايتو كاينينات وخاصة الجبريلينات الى زيادة سرعة الانتقال. بينما تؤدي مثبطات النمو الى اعاقة الانتقال. ويعتبر فلورايد الصوديوم وحامض triiodobenzoic مثبطات لانتقال الاوكسين.



شكل (٧ ـ ٣) الانتقال القطبي اليومي النسبي لحامض الاندول خليك في السيقان والجذور الحديثة . ان اغلب حامض الاندول خليك المنتج في البراعم وانسجة السيقان الحديثة تنتقل الى الاسفل والانتقال في الجذور يكون الى الاعلى وبعيداً عن قمم الجذر .

اختبار الاوكسين AUXIN ASSAY

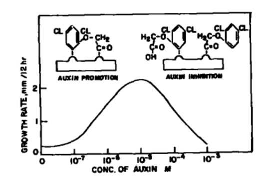
وكما ذكرنا مسبقاً فأن التحدي للاختبار الكمي للمركب الكيمياوي المتواجد بتراكيز قليلة جداً (١٠-٧ او ١٠-٨ مول) قد جوبه من قبل Went باستخدام اختبار وانحناء رويشة الشوفان *Avena* curvature test وادى وضع مركب غير معروف التركيز بصورة غير متساوية على رويشة الشوفان والذرة الصفراء والحنطة الى نمو متباين وانحناء يتناسب مع التركيز المستخدم Weaver 1972 . هذا ان العلاقة بين زاوية النمو الجديد والنمو الطبيعي دليل على التركيز المستخدم .

يعتبر اختبار النمو المستقيم لرويشة الشوفان اختبار حيوي آخر مبنياً على اساس التوسع الخلوي . وهذا يشمل تحديد استجابة النمو من حيث الزيادة في طول اجزاء السيقان الحديثة الخضراء المقطوعة الموضوعة في محلول يحوي على مواد اختبار النمو . لقد اضاف التطور الكروموتوكرافي Chromatography ابعاداً جديدة وذلك بتوفير طريقة فعالة لعزل الهورمونات والمركبات المماثلة . كما وتعتبر اجهزة قياس الطيف spectroscopy الضوئي والكتلي وسائل فعالة لتشخيص وقياس الهورمونات بالطرق الكيمياوية .

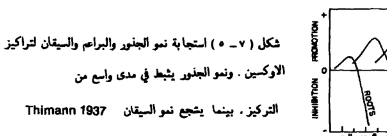
الاستجابات للاوكسينات RESPONSES TO AUXINS

تتراوح استجابات النبات للاوكسينات من تأثيرها على الايض الخلوي الى تنسيق المظهر الشكلي للنبات . ويشمل هذا على الانفصال abscission والشيخوخة senescence (جدول ٧ ـ ١) . يشمل التأثير الخلوي على (١) زيادة النيوكليتايدات DNA وRNA وتخليق البروتين والانزيم ، (٢) زيادة تبادل البروتونات وشحنات الاغشية وامتصاص البوتاسيوم (Marre 1977) . و (٣) التأثير على تفاعل الفايتوكروم بالضوء الاحمر وتحت الاحمر (Ali and Fletcher 1971; Leshem 1973)

تتأثر الاستجابة الى الاوكسين بتركيزه . وهو يكون مثبطاً في التراكيز العالية ، والذي تم توضيحه بتنافس الاتصال على مناطق استقبال الاوكسين (شكل ٧ ـ ٤) . حيث تؤدي زيادة التركيز من احتمال اتصال جزيئية واحدة على كل منطقة من مناطق استقبال الاوكسين والذي يؤدي الى قلة فعالية المعقد الكيمياوي المتكون . كما وتختلف الاستجابات كثيراً اعتماداً على حساسية العضو النباتي ، فيستجيب الساق الى مدى واسع من تركيز الاوكسين . واساساً تثبط الجذور في مدى اغلب تراكيز الهورمون (شكل ٧ ـ ٥) .



شكل (٧ ـ ٤) مخطط يبين التثبيط الناتج من تراكيز الاوكسين العالية Leopold 1964



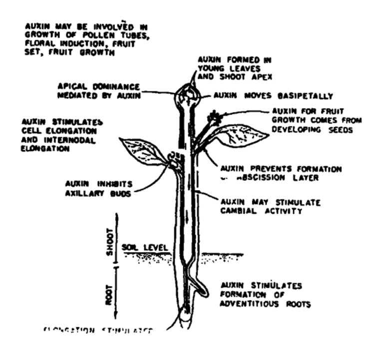
شكل (٧ ـ ٥) استجابة نمو الجذور والبراعم والسيقان لتراكيز الاوكسين . ونمو الجذور يثبط في مدى واسع من التركيز . بينما يشجع نمو السيقان Thimann 1937

تم حديثاً توضيح استجابات الانتحاء الارضي geotropism بمستويات حث جاذبية السيقان غير المتماثلة بسبب اعادة توزيع الاوكسين والانتحاء الضوئي phototropism بمستويات غير متماثلة بسبب تحطم الاوكسين على الجانب المضاء (Audus 1972) . في استجابات الانتحاء الارضي او الانتحاء الجاذبي ينتقل الاوكسين الى الخلايا على الجانب السفلي من العضو الموجود بوضع افقي محفزاً استطالة الخلايا وانحناء غير متماثل وهذا يسمى بفرضية -Cholodny Went التقليدية . فقد فرض بان حركة الاوكسين الى الجزء السفلي للجذور يثبط النمو على ذلك الجزء مما يؤدي الى انحناء الىالاسفل. وقد شك بعض علماء الفسلجة في مدى صحة هذه الفرضية (Wilkins 1977; Wheelen and Salisbury 1980) وقد اقترح بان قلنسوة الجذر root cap وليس قمة النمو هي الانسجة الحساسة للجاذبية الذي يوضح حركة حامض الابسيسيك (المثبط) الراسية (الى الاعلى) والى الجانب السفلي استجابة انتحاء الجذر . وقد اثيرت الشكوك ايضاً حول فرضية Cholodny-Went بسبب الملاحظات التي تقترح بان انتشار الاثلين يكون الى الاعلى ويثبط الجزء العلوي للساق الموجود بوضع افقي في حالة الانحناء العلوي (Wheeler and Salisbury 1980) (انظر شكل ٧ ـ ٢٢) . ويبدو بان IAA ينتقل بسرعة بطيئة جداً لعمل انتحاء ارضي وان ارتباطه به كان عرضياً بدلاً من ان يكون هو العامل المسبب .

ومهما كان العامل المسبب فان توسع جانباً واحد للساق او الجذر يتصاحب مع بسط اومد جدار الخلية والذي يبدو بانه ناتج من رخاوة حشوة السكريات العديدة polysaccharide matrix (Masuda 1977) . يؤدي ربط الاوكسينات مع الاغشية البلازمية وخاصة اللايستين lecithin الى زيادة التنفس وامتصاص البوتاسيوم . وقد توضح هذه التاثيرات التوسع المرن لجدران الخلايا بترسب سكريات عديدة اضافية في وحدات الجدران الرخوة .

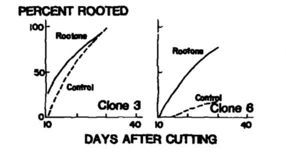
الاوكسينات ضرورية لنمو الكالوس callus (Wain and Faucett 1969) سوءاً في مزارع الانسجة او انسجة العقد او الجول gall . ويعتقد بان الاوكسين يحث التواء الشعيرات الجذرية الضرورية للاصابة بالرايزوبيا (Allen 1973)

تنسق الاوكسينات عمليات النبات في الشكل الظاهري (جدول ٧ ـ ١. شكل ٧ ـ ٦) . على سبيل المثال . تثبط الاوكسينات نمو البراعم الجانبية والجذور . الا ان نشوء جذور جديدة قد تشجعت بالاوكسينات على انسجة الكالوس المتكون على



شكل (٧ ـ ٦) يبين فعالية الاوكسين في النمو والتكوين وتنظيم الشكل الظاهري للنبات Steward 1964

اجزاء مقطوعة . ان اضافة اوكسين من مصدر خارجي كان دائماً ضرورياً للانواع او الاصناف صعبة التجذير (شكل ٧ ـ ٧) (Hart and Carlson 1967) .
وتتكون اولاً انسجة الكالوس عل الجزء المقطوع ثم تتميز الجذور من الكالوس . وتكون الاجزاء المقطوعة لانواع عديدة جذوراً بسرعة فقط عند وجود انسجة براعم او اوراق حديثة فعالة على الاجزاء المقطوعة (يشار اليها احياناً بعامل الورقة) (Weaver 1972)



شكل (٧ ـ ٧) تأثير الاوكسين على نمو الجذر في انسجة الكالوس على نموذج يكون الجذر بسهولة (كلون ٣) . ونموذج يكون الجذر بصعوبة (كلون ٦) الكشون التاجي Hart and Carlson 1967

توخر الاوكسينات انفصال abscission الاوراق والثمار وتحفز تكوين ثمار عديمة البذور parthenocarpy . على سبيل المثال تنمو ثمار الشليك بدون بذور عند معاملتها بحامض النفثالين خليك ، naphthaleneacetic acid (NAA) (Nitch 1950) او باستخدام الـ picloram (التوردون (Tordon) (Wareing 1976) . وان وجود البذور او مصدر خارجي للاوكسين ضروري لنمو الثمار(انظر الفصل ١٢) .

يسبب التركيز العالي للاوكسينات نموات غير طبيعية مثل ظاهرة الحركة الانمائية العلوية epinasty (تشوية الورقة بسبب تميز نمو العرق الوسطي للسطح العلوي والسفلي للورقة) . وتكوين اوراق شبيه باوراق البصل ، ودمج او اتحاد الجذور الهوائية وتكوين سيقان حشائش سريعة التكسر . ويمكن لابخرة الاوكسينات من مصدر بعيد نسبياً ان تسبب ظاهرة الحركة الانمائية في الانواع الحساسة مثل الطماطة او العنب . اما التراكيز العالية للاوكسينات فتؤدي الى قتل بعض الانواع وعدم التأثير على انواع اخرى . لذا فان الاوكسينات تستخدم كمبيدات انتخابية selective herbicides . هذا ولم يتم فهم اسباب درجة الانتمائية العالية هذه فهماً جيداً لحد الآن .

استخدامات الاوكسينات في الزراعة

ان بعض اهم المبيدات الانتخابية واكثرها استخداماً في مكافحة الادغال هي اوكسينات . وخاصة حامض الفينوكسي خليك المناظر (مثل MCPA (2,4-D, 2,4,5-T, (شكل ٧ ـ ٢) . يعد مبيد الـ 2,4-D من اولى المبيدات الانتخابية الاولية . ومن المحتمل انه لايزال المبيد الاكثر اهمية من غيره . وهو ذي انتخابية عالية ولا يتاكل . وفعال بتراكيز قليلة جداً . وامين الاستخدام . وسهل التصنيع نسبياً واستخدامه اقتصادي . ويعتبر عدد من حامض البنزويك المناظرة (مثل الدايكامبا ,dicamba والكلوراما بين ,chloramben وبديل حامض البيكلونيك picolinic والبيكلورام [Tordon] picloram مبيدات مهمة ايضاً (شكل ٧ ـ ٢) .

للاوكسينات استخدامات تجارية مهمة اخرى كما ذكر بمراجعة Weaver المكثفة سنة ١٩٧٢ . وذلك على اساس تثبيط تكوين طبقة الانفصال . حيث ان بعض الاوكسينات (مثل NAA او 2,4-D) فعالة في منع سقوط ثمار التفاح والخوخ

(جدول ٧ ـ ٢) . وتحث الاوكسينات ومن ضمنها 2,4-D تكوين الاثلين وعقد الثمار في الاناناس (Burg and Burg 1966) .

جدول (٧ ـ ٢) تاثير الاوكسين على سقوط ثمار التفاح .

الاوكسين	مجموع الثمار المعاملة	نسبة الثمار الساقطة
NAA	٣٤٤	١٠,٧
IBA	٢٤٠	٢٣,٩
IAA	٢٢٨	٣٣,٩
IPA	٣٧٥	٤٤,٦
المقارنة	٣٤٧	٥٢,٤

المصدر ، Mitchell and Marth 1947 .

يعتبر الاثمار الحوالي *Biennial bearing* (انتاج حاصل قليل وكثير من سنتين متبادلتين) شائع في الكثير من الاشجار . ويمكن تصحيح هذه المشكلة بخف الثمار في سنوات الانتاج الكثير او الرش باستخدام NAA بالوقت الملائم او باوكسينات اخرى (Luckwill 1976)

ان التحضيرات التجارية لمركبات التجذير متوفرة وهي تشجع تكوين الكالوس والجذور التي تستطيع تحسين نمو وتثبيت الاجزاء المقطوعة (الاقلام cuttings). وتتحفز الانواع والاصناف صعبة التجذير بغطس اسطح الاجزاء المقطوعة في المركبات التي تساعد على تكوين الجذور (شكل ٧ ـ ٧) . لقد عرف اصحاب المشتال التجارية اهمية انتخاب الاقلام مع وجود بعض البراعم المتكونة الفعالة لتجهيز اوكسين داخلي . والاوكسينات فعالة ايضاً في منع نمو البراعم في البطاطا المخزونة (Mitchell and Marth 1947) . فقد تغطس البطاطا في محلول الاوكسين (مثل NAA او الرش بالتالك talc او تراب القصار fuller's earth الحاوي على الاوكسين او خزنها مع اشرطة ورقية منقوعة بمحلول الاوكسين . وتوجد الآن منظمات نمو جديدة وفعالة متوفرة لهذا الغرض .

الجبريلينات Gibberellins

قبل اكتشاف الجبريلينات (GAs). لاحظ المزارعون اليابانيون منذ قديم الزمان وجود بادرات شاذة بسبب طولها في حقولهم والتي نادراً ماتزهر او تكمل دورة حياتها . واستنتج هؤلاء المزارعون ان النباتات التي تنمو بهذه الطريقة كانت مصابة وقد سمي هذا المرض باسم البكاني *bakanae* (مرض البادرة الحمقاء (foolish seedling disease) بسبب ان النبات يظهر بصورة مرضية في بداية فصل النمو ولايعطي حاصلاً في النهاية. وفي سنة ١٩٢٦ تم عزل وتشخيص الفطر *Gibberella fujikuroi* . الذي اسمه العلمي الاخر (*Fusarium moniliforme*) كمسبب للمرض . وقد استخلص الباحثون اليابانيون الجبريلين من هذا الفطر وكان بمقدورهم ان يبرهنوا بان للمستخلص هذا تاثير على الزيادة في ارتفاع النبات وكانت مشابهة للزيادة في ارتفاعات النباتات المصابة بالفطر .

وبعد اكتشاف اليابانيون . اجريت دراسات مكثفة في ابحاث منظمات النمو عامة والجبريلينات خاصة . وقد ظهر خلال الخمسينات في بريطانيا (Brian 1958) والولايات المتحدة (Thimann 1963) وخاصة بعد الملاحظات التي تؤكد وجود الجبريلينات في النباتات الراقية .

تعتبر الجبريلينات تربينويدات ثنائية diterpenoids, وهذه تضعها في نفس العائلة الكيمياوية كالكلوروفيل والكاروتين .

ان المركب الكيمياوي الاساسي المكون للجبريلينات هو *gibbane skeleton* ومجموعة الكاربوكسل الحرة (شكل ٧ ــ ٨) . وتتباين صور الجبريلينات المختلفة اساساً باحلال مجموع الهيدروكسيل او المثيل methyl او الاثيل ethyl في gibbane skeleton وبوجود حلقة اللاكتوني lactone . التي تنتج بكاربون رقم ٢٠ الى ١٩ في gibbane structure (شكل ٧ ــ ٨) . ان وجود حلقة اللاكتوني . على سبيل المثال في GA_3, GA_4, GA_9 مسؤولة عن الفعالية الحيوية العالية لهذه المركبات المتناظرة مقارنة مع GA_{12} و GA_{13} ومركبات اخرى لاتحوي على حلقة اللاكتوني .

يتم تميز الجبريلينات المختلفة بترقيمها ($GA_1, GA_2, GA_3, \ldots, GA_{52}$) وقد وصل عدد الجبريلينات المختلفة ٥٢ نوعا (Hedden et al. 1978) وكان حامض الجبريليك (GA_3) اول المركب التي شخصت واكثرها شيوعاً واستخداماً في اجراء البحوث والدراسات . وقد تم استخلاصه وبلورته من فطر

Mevalonic acid → Isoprene → Kaurene →

Gibbane Skeleton →

GA_7 → GA_3 (gibberellic acid)

* lactone ring

شكل (٧ ـ ٨) مسار التمثيل الحيوي GA_3 و GA_7 بوجود حلقة اللاكتون و GA_{13} وGA_{14} بدون وجود حلقة اللاكتون . إن الاخيرين ذات فعالية بيولوجية منخفضة مقارنة مع GA_3 و GA_7.

Gibberella fujikuroi. ومن المشوق معرفة ان حامض الجبريليك GA_3 ذو مدى واسع من الفعاليات الحيوية . هذا ويتم الحصول على GA_3 للاغراض التجارية من مزارع الفطر . كما وان GA_3 واغلب الجبريلينات الاخرى منتشرة وموزعة بصورة واسعة في النباتات الراقية .

التواجد الطبيعي للجبريلينات

NATURAL OCCURRENCE OF GIBBERELLINS

يتواجد طبيعياً عدد كبير من الجبريلينات ذات تركيب كيمياوية اساسية وفعالة حيوياً . ويمكن عزلها من البكتيريا والفطريات والفطريات والطحالب والحزازيات والنباتات البذرية . وقد شخصت بانها مركبات مشابهة للجبريلينات (Krishnamoorthy 1975)· الجبريلينات ذات تركيب كيمياوي متشابهة الا انها تقوم بفعاليات بايولوجية مختلفة وعديدة . هذا وتكون المواد المشابهة للجبريلينات ذات تخصص كيمياوي اقل. اضافة الى ان فعاليتها تكون في مدى اضيق من فعالية الجبريلينات .

تحوي جميع اعضاء النبات على الجبريلينات بمستويات مختلفة الا ان المصادر الغنية بالجبريلينات والتي يمكن ان تمثله هي الثمار والبذور والبراعم والاوراق الحديثة وقمم الجذور (Carr 1972) . وتعد البذور غنية بالجبريلينات بشكل خاص . كما ان البذور غير الناضجة غنية بالجبريلينات الا انها تتواجد بصور او اشكال مقيدة عند نضج البذور (Paleg 1965) ·

تختلف الانواع النباتية والاصناف وعمر النسيج في احتوائها على نوع الجبريلين وتركيزه . وبصورة عامة يكون مستوى الجبريلينات في المرستيمات البينية intercalary meristems اقل من المستوى الطبيعي وتستجيب اجزاء النبات الى المصادر الخارجية للجبريلينات على سبيل المثال تستجيب السيقان الحديثة للنباتات المتقزمة وراثيا وبعض المرستيمات الاخرى وبذور بعض الانواع الى الجبريلينات من مصادر خارجية وربما يكون ذلك بسبب المستوى المنخفض لتركيز الجبريلينات الداخلية ·

ايض الجبريلينات GIBBERELLIN METABOLISM

يحدث التمثيل الحيوي للجبريلينات اساساً من الثمار والبذور غير الناضجة والبراعم والاوراق والجذور (Wareing and Phillips 1978) وبالرغم من ان الجبريلينات معروفة بانها تثبط نمو الجذور الا ان الجبريلينات تعد مصدراً للجبريلينات للاعضاء الاخرى وعموما فان البذور هي اغنى المصادر بالجبريلينات

بدلالة النمو السريع للثمار التي تحيطها . وتوجد ثلاثة مركبات ايضية كيمياوية تدخل في التمثيل الحيوي للجبريلينات ،(Leopold and Kriedemann 1975) (شكل ٧ ــ ٨) .

١ ــ حامض الميڤالونيك Mevalonic acid يعمل كمنشىء لتكوين الايسوبرين isoprene المتكون اساساً من ذرة الكاربون رقم ١٩ و٢٠ في gibbane skelctons
٢ ــ الكيورين kaurene يتكون من الايسوبرين .
٣ ــ الجبريلين يتكون من الكيورين . وهو الاصل الرئيسي للجبريلين .

لم يتم فهم تحلل الجبريلينات في انسجة النبات سواء كانت من مصادر خارجية او داخلية . ويبدو ان الاشكال المقيدة والحرة تتحول الى بعضها البعض بسهولة . وتحوي البذور على كميات كبيرة من الاشكال المقيدة الا ان البذور المنقوعة والمبردة تعطي جبريلينات حرة (Aung et al. 1969) ويؤدي تعريض البذور الى درجات الحرارة الباردة (تعجيل التزهير (*vernalization*)) وتنذنيد البراعم الساكنة الى زيادة اشكال الجبريلينات الحرة وهذه بدورها تؤدي الى حث التزهير وكسر السكون على التوالي (انظر الفصل الثاني عشر) . . كما ويمكن احلال الجبريلينات بدل الضوء الاحمر في كسر السكون . وهناك دلائل تشير الى ان نمو ، السلامية والورقة يحتاج الى تداخل الجبريلين والضوء (انظر الفصل الحادي عشر) ويظهر بان هذه النتائج تفسر سرعة التحويل بين الاشكال الحرة والمقيدة والتداخل مع الضوء من خلال مستقبل صبغة الفايتوكروم (Loveys and Wareing 1971)

ويمكن تثبيط فعالية الجبريلينات كيمياويا وذلك باحتمال حجب مواقع الاستقبال بجزيئات مشابهة تركيبياً للجبريلينات.ان حامض الابسيسيك (ABA) مثبط للجبريلينات فهو يثبط عمل GA_3 الذي يزيل التقزم (et al. 1965 Thomas) وهو مشابه من الناحية الكيمياوية للجبريلينات.هذا وقد يثبط الاثيلين فعالية الجبريلينات بالرغم من انه غير مشابه لها من الناحية الكيمياوية (Scott and Leopold 1967)

ويوجد عدد من الكيمياويات المصنعة من مصادر خارجية تسمى معوقات النمو *growth retardants,* توقف نشاط الجبريلينات بفعالية (Lang 1970 Cathy 1944) ان عمل معوقات النمو المصنعة مثل AMO ــ 1618 و CCC و SADH او ,daminozide, و Phosfon-D, و morphactins مضــاد لعمــل الجبريلينات (انظر شكل ٧ ــ ١٦) .

يفترض ان يكون انتقال الجبريلينات خلال الانسجة الحية الا ان وجودها في اللحاء والخشب تحت ظروف معينة . يؤكد بان الانتقال يكون بالانسجة الحية والميتة ((Krishnamoorthy, 1975) . وقد لوحظ بان انتقال الجبريلينات في اللحاء مشابهة لسرعة انتقال الكاربوهيدرات وهو حوالي ٥ سم / الساعة . بينما تكون حركة الاوكسين حركة قطبية وسفلية فان الجبريلينات تنتقل بحرية الى الاسفل والاعلى (Chlor 1969)

اختبار الجبريلينات Gibberellin Assay

ان التركيز القليل جداً للجبريلينات في انسجة النبات قد جعل تشخيصها وقياسها صعباً . هذا والى وقت قريب كان قياس الجبريلينات مقتصراً على الاختبار الحيوي bioassay. وان التقدم الحديث في الكروموتوكرافي وهي طريقة (عمود الغاز والسائل وطبقة الكروموتوكرافي الرقيقة) فعالة في عزل الجبريلينات . ويستخدم جهاز (Nuclear magnetic resonance) لاختبار الجبريلينات ومواد النمو الاخرى كيموفسيولوجيا (physiochemically)؛ لقد بين Weaver (1972) بان الاختبارات الحيوية الاكثر نجاحاً هي :

١ ـ اليرون الشعير Barley aleurone . تعامل البذور المعقمة الخالية من الاجنة بالجبريلينات . فتعطي انزيم α-amylase ويتحول النشا الى سكر الذي يمكن قياسه . ان هذا الاختبار بسيط وسريع (انظر شكل ٧ ـ ١٠) .

٢ ـ البازلاء القزمية Dwarf pea تعامل نباتات البازلاء القصيرة وراثيا بالجبريلينات وتنمو تحت الضوء الاحمر لملاحظة التغير في طولها وتقارن مع نباتات طبيعية للمقارنة .

٣ ـ اختبارات نمو توسع اخرى يستند على اساس الزيادة الحاصلة في استطالة السلامية الناضجة من الجبريلينات . وتشمل الاختبارات الاخرى على اختبار السويقة الجنينية السفلى hypocotyl للخس واختبار الرز القزم.

الاستجابات للجبريلينات Responses to Gibberellins

لقد سُجل مدى واسع من الاستجابات للجبريلينات لاعداد من النباتات الخشبية والعشبية (Paley 1965) (جدول ٧ ـ ١) . وتعمل الجبريلينات بالتعاون مع الاوكسينات والسايتوكاينينات ومن المحتمل مع هورمونات اخرى . ويمكن ان تسمى انظمة الاقتراب system-approach او التعاون synergism . على سبيل المثال . السيادة القمية ونمو الكامبيوم والانتحاء الارضي والانفصال وتكوين الثمار الخالية من البذور تعزى لفعالية الاوكسينات الا ان الجبريلينات تؤثر ايضا او انها ضرورية لهذه الاستجابات ويعد الـ GA_3 عالي الفعالية في زيادة عقد الثمار حتى في التفاح والعرموط التي تكون استجابتها قليلة للاوكسينات (Thimann 1972) ويمكن حث تكوين ثمار بدون بذور parthenocarpy في الثمار الحجرية stone fruits التي تفشل في استجاباتها للـ IAA .

ان إكثر استجابة معروفة للجبريلين هي تحفيز نمو السلامية وتصبح نباتات الذرة الصفراء والبازلاء والفاصولياء القصيرة وراثياً طبيعية بعد معاملتها بالجبريلينات (شكل ٧ ـ ٩)

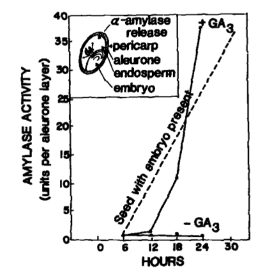


شكل (٧ـ ٩) استجابة الفاصوليا الشجيرية busp pean (يسار) واللهانة (يمين) للرش بالجبريلين (GA) مقارنة مع نباتات غير المرشوشة (٥) .

(phinney 1956) .. ان متطلبات بعض النباتات الحولية (مثل البنجر واللهانة) لدرجات الحرارة المنخفضة لحث التزهير قد عوض عنها بالمعاملة بـ GA_3 (شكل ٧ _ ٩)

يتطلب تحرير انزيم α-amylase الذي ينتج عنه تحلل النشأ والانبات الى الجبريلينات (شكل ٧ _ ١٠) .

لم يرتبط التزهير مع هورمون معين الا ان الجبريلينات اظهرت بانها فعالة في التزهير والمحافظة على طبيعة نمو غير محدودة (بدون تزهير) في صنف البازلاء الحساس للفترة الضوئية تحت ايام طويلة (Probsting et al. 1978) .



شكل (٧ _ ١٠) فعالية انزيم α-amylase في طبقة الاليرون في بذور الشعير الخالية من الجنين وذلك باضافة الجبريلين ($+GA_3$) وعدم اضافة ($-GA_3$) مقارنة مع بذور طبيعية (Bailey et al. 1976) الشكل في الجهة اليسرى مخطط يوضح اطلاق او تحرير الجبريلين α-amylase (Paleg 1965)

لقد تم عزل جبريلين GA_9 ووجد بانه يؤخر التزهير وادت الايام الطويلة التي تشجع التزهير في جميع الاصناف ، انخفاض في GA_9 بمقدار عشرة مرات . وهذه دلائل للتأثير المباشر لهورمونات النمو في التزهير . إن هذه النتائج مهمة لتوضيح سبب طبيعية النمو المحدود وغير المحدود . تعطي نباتات ذات التزهير غير المحدود مثل اصناف فول الصويا في خطوط العرض الشمالية ازهاراً وثماراً في البراعم الجانبية استجابة للفترة الضوئية الا انها تحافظ على برعم راسي خضري .

وتزهرجميع البراعم بنفس الوقت تقريبا في الانواع محدودة النمو . ويظهر بان مستوى الجبريلين في البراعم يمثل ألية التنظيم والذي يستطيع عرقلة التزهير في البرعم الراسي للانواع غير محدودة النمو او جميع البراعم تحت الايام الطويلة .
يمكن تلخيص استجابات الجبريلين كما يلي

١ ـ النبات الكلي . تستطيل سلاميات الساق في النباتات القصيرة وراثياً الى طول النباتات الطبيعية اذا عوملت بالجبريلينات . بينما لاتستجيب الاجزاء المقطوعة عادة للمعاملة .
٢ ـ تحوي اغلب الاصناف والانواع على مستويات داخلية كافية في الجبريلينات ولا تستجيب للمصادر الخارجية . وتستجيب النباتات المتقزمة وراثيا وخاصة التي يتحكم بها جين واحد الـ GA_3 كمصدر خارجي (Phinney 1956) .
٣ ـ تحصل الاستجابة للجبريلينات في مدى واسع من التركيز مقارنة مع الاوكسينات التي تحصل فيها استجابة في مدى ضيق من التركيز لذلك فأن المستويات العالية للجبريلينات تكون غير سامة وتكون استجابتها غير سالبة وغير موجبة . ماعدى النباتات القزمية الحساسة . بينما تكون الاوكسينات في تراكيز عالية مبيدات ادغال فعالة .

تختلف الجبرلينيات كثيراً في فعالياتها الحيوية . حيث ان GA_7 و GA_3 تكون فعالة في مدى واسع . الا ان GA_4 و GA_7 و GA_9 اكثر فعالة من GA_3 في استطالة السويقة الجينية السفلى للخيار (Paleg 1965) .

تستجيب الذرة الصفراء القصيرة وراثيا الى GA_4 . بينما لاتستجيب الفاصوليا القصيرة وراثياً . الا ان كليهما يستجيب الى الـ GA_7 . هذا وكان GA_4 اكثر فعالية بمرات عديدة من GA_8 على النباتات المختبرة . وتتصف GA_4 و GA_7 و GA_9 بصفة عامة وهي غياب جذر الهيدروكسيل من ذرة الكاربون (٧) (شكل ٨ ـ ٧) . ومن المحتمل أن جميع الجبريلينات تعمل مع الاوكسينات .

الاستخدامات الزراعية للجبريلينات :

كانت التوقعات في الخمسينات عالية بان الجبريلينات سوف تحسن انتاج المحاصيل . وكان تنظيمها للتزهير وتشجيع النمو والانتاجية واضحة . وقد بدأ عدد كبير من الباحثين في العالم دراسات على الجبريلينات لمعرفة تاثيرها على طبيعة

النمو ومكونات الحاصل لعدد من الانواع الاقتصادية . وقد وجد بانها تشجع الانبات والبزوغ في بعض التراكيب الوراثية الا ان تاثيرها على الحنطة كان سالباً وعموما لم يتاثر حاصل المادة الجافة بالرغم من زيادة ارتفاع النبات (Krishnamoorthy 1975).

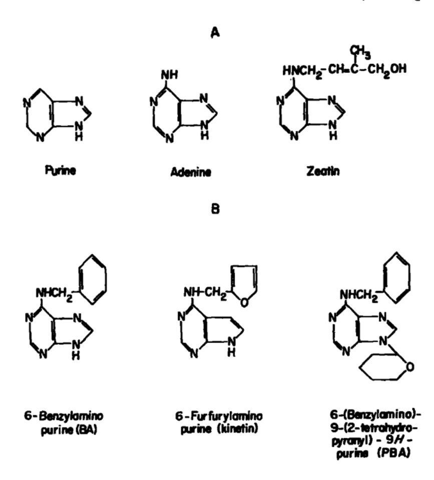
ادى اكتشاف استطاعة الجبريلينات على انتاج نباتات عقيمة ذكريا الى الرغبة في استخدام الجبريلينات في انتاج البذور الهجينة . وقد ادى استخدام GA_3 الى حصول درجة عالية من العقم الذكري في الذرة الصفراء الا ان النتائج لم تكن ثابتة ، فهي لم ترتبط لدرجة كبيرة بالتركيز المستخدم ووقت الرش (Nelson and Rossman 1958)- هذا ولم يصبح استخدام الجبريلينات للحصول على عقم ذكري تطبيقاً شائعاً بسبب ان الاستجابة لم تكن ثابتة .

لقد كان استخدام GA_3 على الصنف 'Thompson Seedless' قصة ناجحة . وادت المعاملة بـ ٢٠٠ جزء بالمليون على *calypta* او (قنابات الازهار floral bracts) بانتاج عنباً اكثر حجماً مع تحسين النوعية (Weaver 1972) استخدام الـ GA_3 ايضاً في صناعة المولت malt لتنشيط فعالية انزيم α-amylase الذي يؤدي الى تحلل النشأ في بذور الشعير الخالية من الجنين (شكل ٧ ــ ١٠) . وبالرغم من هذه الاستخدامات للجبريلينات فقد بقيت التوقعات عالية لم تنجز الى حد الان،اساساً بسبب الحقيقة القائلة بان اصناف المحاصيل الحديثة قد استنبطت لطبيعة نموها وانتاجها التي تضمن بشكل مباشر وجود كمية كافية من مستويات الجبريلين لذا فليس من الضروري حصول استجابة لمصادر الجبريلينات الخارجية .

السايتوكانيينات Cytokinins

السايتوكاينينات (الكاينين (*kinin*) هو التعبير النموذجي الشامل لمواد النمو التي تحفز الانقسام الخلوي (*cytokinesis*) . لقد تم اكتشاف السايتوكاينينات في الخمسينيات من الملاحظات في مختبر Skoog على انقسام الخلايا في الكالوس النامي من لب التبغ او من لحاء جذور الجزر . وقد اوضح هذا العمل بان هناك نمو قليل لخلايا البرنكيما للانسجة المقطوعة ما لم يضاف عامل الموجود في حليب جوز الهند coconut او مستخلص الخمائر الى وسط المزارع (Miller 1961) . وعند استخدام IAA لوحده الذي اعتبر مسبقاً بانه هورمون نمو سبب استطالة الخلية فقط ولكن حصل نمو سريع للكالوس من انقسام وتوسع الخلايا بوجود IAA مع حليب جوز الهند او مستخلص الخمائر او purine base adenine,6-aminopurine

وفي سنة ١٩٦١ تم استخلاص مركب يحفز الانقسام الخلوي من عينة متحللة معقمة من الـ DNA وان المادة الفعالة موجودة صناعياً فقط في عينات معقمة شخصت بانها سادس فيرفيل امينو بيورين 6-furfurylaminopurine واطلق عليها كاينبتين kinetine (Miller 1961) وقد عزل السايتوكاينين لاول مرة من النباتات الراقية من سويداء (اندوسيرم) في الطور الحليبي لبذور الذرة الصفراء حديثة التكوين في سنة ١٩٦٤ واطلق عليه الزياتين zeatin (Lethan 1968) (شكل ٧ ـ ١١) .



شكل (٧ ـ ١١) A - الصيغ التركيبية لقواعد البيورين purine والادينين adenine والزيتين zeatin السايتوكاينين الطبيعي . B ثلاثة سايتوكاينينات مصنعة تستعمل بصورة واسعة .

التواجد الطبيعي للسايتوكاينينات

السايتوكاينينات المطلوبة للانقسام الخلوي تنظم وتنسق ايضا عدداً كبيراً من الفعاليات في الشكل الظاهري للنبات (جدول ٧ ـ ١) . تعتبر الجذور الحديثة والثمار والبذور غير الناضجة والانسجة المغذية (مثل سويداء سائلة) غنية بالسايتوكاينينات . كما وان بذور الذرة الصفراء غير الناضجة و horse chestnut والموز والتفاح وجوز الهند (سويداء في الطور الحليبي) مصادر غنية بشكل خاص . وحيث ان السايتوكاينينات لاتنتقل الى هذه الانسجة فهي من المحتمل ان تكون مواقع تمثيلها .

وعموماً تحدث السايتوكانينات طبيعياً كمقترنات لايونات السكر والفوسفات (Leopold and kriedemann 1975) ويعد zeatin riboside السايتوكاينين الرئيسي في جذور الحسك (*Xanthium*) بينما يعتبر zeating glucoside السايتوكاينين الرئيس الموعود في اوراق الفاصوليا المسماة disbudded bean وان قاعدة البيورين purine الكيمياوي الشائع الوجود في كل من السايتوكاينين الطبيعي والمصنع (شكل ٧ ـ ١١) .

ايض السايتوكاينينات : Kinin Metabolism

يظهر بان السايتوكاينينات الطبيعية تتمثل بتثبيت سلسلة جانبية تتكون عادة من خمسة ذرات من الكاربون الى جزيئة الادنين . ويعتقد بان السلسلة المتكونة من خمسة ذرات من الكاربون مشتقة من الايسوبرين isoprene وهي الوحدة الاساسية في الجبريلينات والكلوروفيل والزانثوفيل وحامض الابسيسيك .

وهناك دلائل تشير الى ان السايتوكاينينات في انسجة الاوراق والبراعم لاتنتقل الى اجزاء اخرى الا انه من المعروف جيداً بان السايتوكاينينات المنتجة في الجذور تنتقل في النبات خلال التدفق النتحي (Wareing et al. 1977) . وتعد البراعم مصبات للسايتوكاينينات اقوى من الاوراق (Phillips 1965) .

اختبار السايتوكاينينات : Kinin Assay

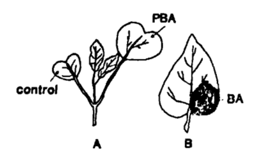
بسبب صعوبات التحليل الكيمياوي للتراكيز القليلة جداً التي تتواجد طبيعياً بقي التحليل والقياس الكمي للسايتوكاينينات لوقت قريب مقتصراً على الطرق

الحيوية (البايولوجية) وفي الوقت الحاضر يمكن استخدام الكروموتوكرافي بفعالية لفصل السايتوكانينيات .

لقد تم شرح خمسة اختبارات حيوية تعكس فعالية الكاينين بزيادة كتلة خلايا الانسجة البرنكيمية (Weaver 1972) ومن اكثر الاختبارات استخداماً وشيوعاً هو اختبار زراعة انسجة التبغ . ادى هذا الاختبار الى تقدم حالة معرفة السايتوكاينينات بمستوى معرفة الاوكسينات الذي اظهره اختبار انحناء الشوفان .

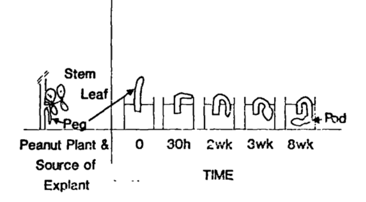
الاستجابات الى السايتوكاينينات : Responses to kinins

تحدث السايتوكاينينات استجابات عديدة . الا انها تعمل بالتعاون مع الاوكسينات وعادة مع هورمونات اخرى (جدول ٧ ـ ١ . شكل ٧ ـ ١٢ ، ٧ ـ ١٣) . يعتقد بان البراعم العرضية تتحفز بتعاون الاوكسين والسايتوكاينين (Heide



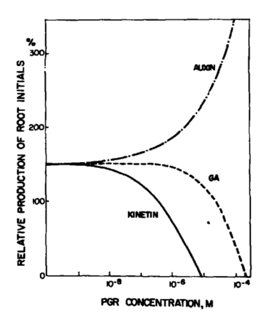
شكل (١٠ ـ ١٢) تأثير السايتوكينينات على النمو والتكوين -A- صبغت الفلقة اليمنى للفجل بمادة PBA بمقدار وسبب زيادة نمو الفلق . B- معاملة النصف الايمن للورقة B بمادة BA . تمثل المنطقة الخضراء (الداكنة) جذب للعناصر وتأخير الشيخوخة (Weaver 1972) ..

1972) . وقد يكون لانتقال السايتوكاينين من الجذور تأثير واضح على تحفيز النمو الجديد من البراعم الجانبية في اباط الاوراق الساكنة بسبب السيادة القيمة . ومن الواضح بان البراعم الجانبية ذات محتوى قليل من السايتوكاينين بسبب ان نموها يتحفز باستخدام مصدر خارجي (Phillips 1965; Schaeffer and Abdul-Baki 1973) وكانت الحاجة للسايتوكاينينات لتكوين براعم عرضية واضحة على اجزاء نبات (*Convolvulus arvensis*) bindweed (Torrey 1958) دى وضع الكاينيتين kinetin على قطع الساق الى تثبيط تكوين



شكل (٧ ـ ١٣) نمو وتكوين اجزاء نباتية في الظلام من مهاميز حديثة (pegs) لفستق الحقل في وسط حاوي على الكاينيتين (kinetine) والـ NAA بتركيز (٠.٥ جزء بالمليون) . وقد حدث الانحناء بدرجة ١٨٠ ونمو القرنة فقط عند اضافة الهورمونين الى الوسط (Ziev and Zamski 1975)

نشوء الجذر بشدة واكثر من تأثير الجبريلين (شكل ٧ ـ ١٤) . بينما ادى الاوكسين الى تحفيز نشوء الجذور (Fernqvist 1966) .



شكل (٧ ـ ١٤) ابتداء نمو الجذور على اجزاء من الساق وتأثر ذلك بحامض الاندول خليك والجبريلين والكاينيتين Fernqvist 1966 .

يشجع الجبريلين والكاينين انبات بذور بعض الانواع مثل الخس والنفل الابيض (Carr 1972) . تنبت بذور نبات witchweed وهو دغل متطفل اذا استلمت محفزاً من النبات العائل وقد ذكر بان هذا المحفز هو الكاينين (Worsham et al. 1959) . ان دور الكاينين في احتفاظ الكلوروفيل وتنسيق الاحماض الامينية واحتفاظ البروتين في الاوراق والتي جميعها يشير الى تاخير الشيخوخة ولها اهتمام خاص من قبل علماء فسيولوجيا النبات (Quinlan and Weaver 1969) (شكل ٧ ـ ١٢) . ان البحث عن وسائل فعالة لتوفير مصادر خارجية للكاينين او تحسين ايصال السايتوكاينينات من الجذور لتاخير الشيخوخة وزيادة نواتج التمثيل الضوئي يمكن ان تصبح مجالاً خصباً للبحث في المستقبل .

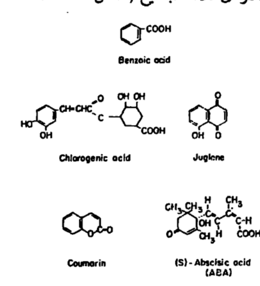
الاستخدامات الزراعية للكاينينات :

اقترح Weaver سنة ١٩٧٢ استخدامات عديدة للكاينينات وهذه تشمل على زيادة عدد الثمار في العنب وتحسين حجم وشكل صنف التفاح Delicious تعاني بذور الخس من السكون الثانوي في التربة بدرجات الحرارة العالية (٢٥ °م) الا ان الانبات يزداد عند معاملة البذور بالكاينتين ,kinetin الاكثر فعالة من benzyladenine (BA) . وعموماً فان استخدام الكاينين في انتاج المحاصيل لازال في مراحل التوقيع .

اضاف اكتشاف السايتوكاينينات ابعاداً جديدة لمربي النبات . ونباتات ثنائية الكروموسوم من خلايا جسمية واجنة من بيوض مخصبة ونباتات من انسجة مستئصلة قد وفرت وسائل لتحقيق اهداف مربي النبات . والتي لم تنتج تحقيقاً مسبقاً . وادى اكتشاف تأثير تراكيز الكاينين المختلفة في وسط المزارع من مراحل حرجة معينة في دورة نمو نقل الانسجة الحية على احداث تغييرات غير نووية تنتقل وراثياً الى فتح الطريق لاحتمالات مشوقة في الهندسة الوراثية . وباستخدام هذه التقنية تم عزل تراكيب وراثية جديدة من البطاطا انتجت حاصل عالي معنوياً في الاختبارات الحقلية (Shepard et al. 1980) .

مثبطات النمو : Growth Inhibitors

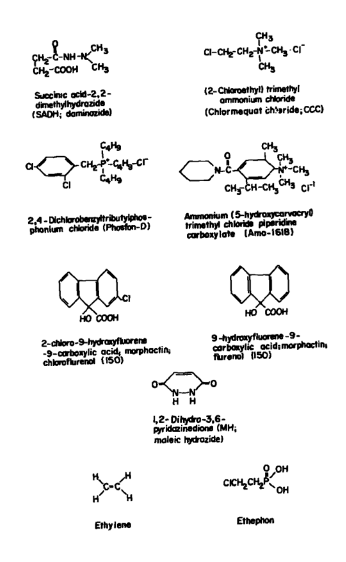
تؤدي عادة اغلب مواد النمو الى تحفيز وتنسيق النمو والتكوين في الشكل الظاهري للنبات. وتوجد مجموعة مختلفة من مواد النمو الاخرى تشترك في علاقات النمو تؤدي عادة الى تثبيط النمو تسمى مثبطات النمو. ان اكثر مثبطات النمو تواجداً هي المركبات ذات الرائحة او النكهة القوية aromatic compounds مثل الفينولات واللاكتونات ، كما وان بعض القلويات وبعض الكحولات والاحماض العضوية والدهنية وحتى الايونات المعدنية يمكن ان تعمل كمثبطات (Addicott and hyon 1969; Abeles 1972) ولاجل اجراء مناقشة جيدة او ملائمة فقد قسمت مثبطات النمو الى ثلاثة مجاميع (شكل ٧ ـ ١٥ ، ٧ ـ ١٦) : ـ



شكل (٧ ـ ١٥) الصيغ التركيبية للهرمونات المثبطة للنمو .

١ ـ الفايتوهورمونات ، مثل التربينودزات Terpenoids ومنها (ABA) . والـ ABA-glycose (glycoside) الموجود بصورة مقيدة وهو ذو فعالية مشابهة لفعاليات الـ ABA .

٢ ـ المثبطات الطبيعية الاخرى . وتشمل على مشتقات حامض الفينولك phenolic والبنزوك benzoic واللاكتونات lactones . وهي لا تشابه هورمون الـ ABA وهي نواتج عرضية في العمليات الايضية وعادة تتواجد



شكل (٧ ـ ١٦) مثبطات النمو المصنعة تشمل على الاثيلين والايثيفون ethylene وهو مركب يزيل الاثيلين ببطء .

بكميات كبيرة وقد تلعب دوراً مهماً في تثبيط علاقات النمو والتكوين مثل سكون البذور في بعض الانواع (Wikins 1969) .

٣ ـ المثبطات المصنعة Synthetic Inhibitors . يؤدي عدد كبير من المركبات المصنعة فعالية تثبيط النمو . هذا وان قسماً منها يستخدم للاغراض الزراعية . تعتبر املاح الامونيوم الرباعية (Amo-1618) و Phosfon-D معوقات نمو growth retardants (شكل ٧ ـ ١٦) . ويعد succinic acid -2,2-dimethyl hydrazide (SADH او دامينوزايد daminozide)

مثبط نمو مصنع اخر مهم . ان مثبط النمو chlormequat chloride (CCC) متوفر تجارياً ويستعمل بشكل واسع لتقليل الاضطجاع في الكتان وبعض محاصيل البذور الاخرى . واستخدم مؤخراً لتنسيق معدل نمو تفرعات الحنطة والشعير . وقد اضيفت مؤخراً المورفوكتينات morphactins و (chorofluorecol و flurecol) الى قائمة معوقات النمو . ويعتبر حامض الكلورو chloro acid الصورة الاكثر فعالية لمركبي المورفاكتينات (شكل ٧ ـ ١٦) .

التواجد الطبيعي لمثبطات النمو :

لقد تم عزل مثبط نمو فعال جداً من ثمار القطن في بداية الستينات (Ohkuma et al. 1963) واطلق عليه (ابسيسين ٢) abscisin II . وقد عزل مركب مشابهة في انكلترا من اوراق نباتات الـ sycamore وسمي دورمين dormin (Cornforth et al. 1965) . وقد وجد فيما بعد بان هذين المركبين متشابهين كيمياوياً وحيوياً . واتفق على تسميته حامض الابسيسيك *abscisic acid* او ABA .

لقد تم عزل هورمون ABA من درنات وبراعم وثمار واجنة وسويداء واغلفة بذور حوالي ٥٠ ـ ٦٠ نوعاً من النباتات العشبية والخشبية الحولية والمعمرة (Walton 1980) . ومن المعقول الاستنتاج بان ABA مثل IAA متواجد دائماً في النباتات الراقية . يتواجد عادة الـ ABA في البلاستيدات الخضراء ولكن عند تعرض النباتات لشد بيئي فان الهورمون ينتقل الى عضيات اخرى (Fenton et al. 1982) وهو فعال في تنظيم الثغور .

كما ان المركبات المناظرة للـ ABA تنتشر بصورة واسعة الا انها ليست فعالة حيوياً مثل الـ ABA (Walton 1980) . ويتواجد حامض الفيسيك phaseic acid في بذور الفاصوليا (*Phaseollus multiflorus*) . وان الثيوسبيروني theospirone مثبط طبيعي وهو المكون للطعم في اوراق الشاي .

تتواجد المركبات الثانوية كالقلويات والفينولات واللاكتونات بتراكيز كافية لخزنها كغذاء احتياطي (اكثر بكثير من مستوى الهورمون) . يعد الجوكولون Juglone من اللاكتونات (شكل ٧ ـ ١٥) وهو يتواجد بتراكيز عالية في الطبقة

الخارجية للغلاف الثمري (mesocarp) وجذور الجوز الاسود *Juglan nigra*) L.) وان نبات Buffalo gourd (*Curcurbita foctidissima*) دغل متاقلم للمناطق شبه الجافة يخزن كميات كبيرة من الكاربوهيدرات بالاقتران مع مادة سامة غير مشخصة في الجذور الوتدية اللحمية . وقد ادى الماء المستخلص الحاوي على مركب كيمياوي قاتل لنباتات الطماطة والخس الصغيرة والى منع انبات بذور الفجل والخس بصورة كاملة (Gardner and Reeves 1980) . ويبدو من المحتمل بان مثبط النمو هذا يقلل التنافس مع الانواع الاخرى في بيئة الجذور rhizosphere (allelopathy) مما يؤدي الى نجاح تواجد نبات الـ buffalo gourd في النظام البيئي ومن المحتمل بان المركبات الثانوية هي (allelopathic) في انواع عديدة تعمل على التعاقب الطبيعي للنبات Rice) 1974). هذا وقد تعمل هذه المركبات على الوقاية من الحشرات والحيوانات اكلة النباتات herbivore feeders وربما من مسببات الامراض ، حيث من المعروف بان عدد من المركبات الثانوية تعمل على تثبيط الجراثيم .

ايض مثبطات النمو Metabolism of Growth Inhibitors

يعتبر الـ ABA من التربينات terpenoid كالجبريلين والسايتوكاينين والكلوروفيل والكاروتين والزنثوفيل . ومثل هذه المركبات يكون تمثيل الـ ABA من خلال مسار حامض الميفالونيك mevalonic acid والايسوبريني isoprene (شكل ٧ ـ ٨) . وقد وجد بان التمثيل ينتج من اكسدة بعض الزانثوفيلات مثل violaxanthin (Milborrow 1974) . يحفز الضوء تواجد اكثر اشكال الـ ABA فعالية وهو الـ cis-trans .

ويظهر بان موقع التمثيل هو في البلاستيدات وخاصة البلاستيدات الخضراء .

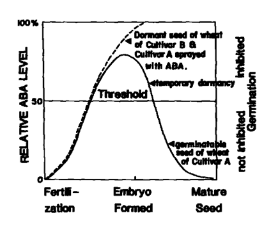
وقد تتم اعاقة فعالية الـ ABA بواسطة ، (١) التحويل الانزيمي للـ ABA المسمى 2-trans (صورة غير فعالة) ، (٢) اكسدة حامض الفيسيك phaseice acid ، أو (٣) الاقتران مع السكريات لانتاج الكلايكوسايدات glycosides ، وخاصة الكلوكوسايدات glucosides .

وكباقي الهورمونات فان الاشكال المقيدة تكون ذات فعالية قليلة او معدومة ينتقل الـ ABA الحر بسهولة خلال النبات ، الـ IAA . الا انه ينتقل بمعدلات اعلى .

يتم تمثيل الفينولات بمسار حامض shikimic باستخدام phenylalanine أو tyrosine (Lepold and Kriedemann 1975) . هذا ويبدو ان حامض السايناميك cinnamic هو اصل بعض مثبطات البنزويك benzoic الكومارين coumarin عبارة عن لاكتون يشتق من فينوليروبين (1-aminocyclopropane -1- carboxylic acid) phenylpropane

الاستجابات لمثبطات النمو

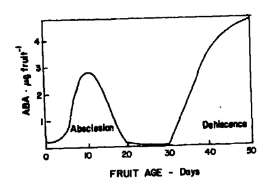
تعيق مثبطات النمو الطبيعية أو المصنعة النمو والتكوين . كما يظهر ذلك من اختبار النمو المستقيم القياسي . كما انها تلعب دوراً مهماً في تنسيق المظهر الخارجي وبقاء النباتات . وبدون السكون أو توقف النمو الفعال ، فان البذور أو البراعم قد تنبت أو تستأنف النمو لتموت بوقت لا تستطيع تحمل درجات الحرارة أو البرودة أو الجفاف وتسمح آلية السكون في البذور والبراعم الى تأخير النمو الجديد وبقائها في حالة راحة وان النمو يستأنف فقط عندما ينخفض مستوى الـ ABA عند توفر ظروف ملائمة لاكمال دورة الحياة (شكل ٧ ـ ١٧) . وتفقد الانواع النفضية Deciduous اوراقها بالانفصال مسببا السكون الثانوي الذي ينظم بايام الخريف القصيرة طبيعيا . وتكون براعم البطاطا ساكنة عند نضج الدرنات بسبب وجود ABA ولا تنبت (تنمو) حتى عندما تكون التربة المحيطة والظروف المناخية ملائمة للانبات (Addicott and Lyon 1969) .



شكل (٧ ١٧) مخطط يمثل تراكم الـ ABA في الجنين وعلاقته بالقدرة على الانبات خلال تطور البذور

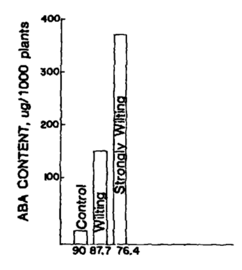
وينظم حث اليات السكون هذه بالمثبطات الطبيعية وخاصة الـ ABA. يفقد السكون عادة خلال الشتاء نتيجة للتنضيد stratification, (المعاملة بدرجات حرارة منخفضة) أو احياناً بمرور الوقت المناسب فقط . وينخفض انتاج الجبريلين بالتعريض لدرجات الحرارة المنخفضة ، والذي ربما يكون العامل المسبب لاعادة النمو بسبب التأثير على الـ ABA الذي يتوقف عمله بسبب النسبة العالية من الجبريلين للـ ABA (انظر الفصل التاسع) . لقد تم انتخاب اغلب اصناف المحاصيل لتكون خالية من السكون .

تكون الثمار طبقة انفصال ايضاً بسبب حدوث اضرار injury أو بسبب العمر وتسقط بسبب تراكم الـ ABA والتحفيز على الانفصال (شكل ٧ ـ ١٨) . تحوي قرنات الـ lupine المصابة بمرض على ABA مرتين ونصف بقدر احتواء القرنات السليمة (Walton 1980) والذي يسبب انفصال الثمار المريضة . ان تراكم الـ ABA في البراعم الجانبية دلالة على اشتراكه في السيادة القيمة ، كما يشترك ايضاً في شيخوخة وسقوط الثمار مثل ثمار القطن . يكون توزيع الـ ABA في ثمار القطن Biomoded ، أي حصول ذروة ارتفاع اولى للـ ABA مباشرة بعد الاخصاب . ثم يبدأ إنخفاض امتلاء الثمرة نتيجة تحفيز تكوين طبقة الانفصال . وتحصل ذروة الارتفاع الثانية عند الشيخوخة (التعمير aging) ثم تسقط الثمرة (تنفصل) (شكل ٧ ـ ١٨) . ويمكن التخلص من التأثيرات العديدة للـ ABA بالمعاملة بالجبريلين .



شكل (٧ ـ ١٨) مستويات الـ ABA في ثمار القطن وعلاقة ذلك بعمر وانفصال الثمار وانفتاحها (Davis 1968)

اصبح تراكم الـ ABA وغلق الثغور عند تعرض الاوراق الى الشد الرطوبي (شكل ٧ ـ ١٩) موضوعاً مهماً للمختصين بعلم فسلجة النبات . ويؤكد تكوين الـ ABA عند غلق الثغور صحة الفرضية القائلة بان الـ ABA يعمل كمحرك triggeı لالية تنظيم الثغور (Dorffling 1972) . وهو يطلق من البلاستيدات الخضراء الى خلايا البشرة epidermis اثناء الشد الرطوبي .



شكل (٧ ـ ١٩) العلاقة بين محتوى بادرات البازلاء الذابلة من الـABA والمحتوى المائي للانسجة (Milborrow 1967)

يستطيع الـ ABA تثبيط اطلاق البروتون وامتصاص البوتاسيوم عند المستوى الخلوي (Cocucci and Cocucci 1977) . وهو يثبط فعالية الانزيمات بشدة مثل انزيمات التحلل التي يحفزها الجبريلين في سويداء الشعير (Addicott and lyon 1969). وكذلك يثبط التزهير في نباتات الايام الطويلة المعرضة لايام قصيرة (Evans 1966)

وهناك مثبط طبيعي اخر شائع التواجد هو حامض الكلوروجينك Chlorogenic acid . ويعتقد بان منظم النمو هذا مضاد للتعفن الذي تسببه البكتيريا في جروح النبات .

الاستخدامات الزراعية لمثبطات النمو

يوجد عدد من المثبطات المصنعة (شكل ٧ ـ ١٦) التي تشمل على معوقات النمو وهي مشخصة ومتيسرة تجارياً للاستخدام . ان التأثير الرئيسي لهذه المثبطات هو تقصير طول السلامية وارتفاع النبات وعادة يقلل الاضطجاع (الرقاد) وخاصة في محاصيل الحبوب والكتان . وعادة لا تنخفض المساحة الورقية واعتراض الضوء وانتاجية الحاصل للنباتات المعاملة . لقد قلة المساحة الورقية للنباتات البنجر السكري بمقدار ٢٥ ـ ٤٠ ٪ بسبب تكوين اوراق صغيرة الحجم عند رش النباتات بمحلول PP 333 بتركيز ٤٠٠٠ مايكروغرام / مليلتر (Jagard et. al. 1982) وتعد مركبات chlormequat (CCC), و (SADH), Daminozide والـ Phosfon-D, و morphactins معوقات نمو فعالة (شكل ٧ ـ ١٦) . ادى رش نباتات فول الصويا بمركب غير موسوم BTS 44584, unlabeled الى تقليل ارتفاع نباتات الصنف 'Williams' (من مجموعة النضج الثالثة) بمقدار ٢٠ سم عند استخدام ١٠١ كغم / هكتار في مرحلة النمو V_4 الا انه لم يزيد الحاصل أو يقلل الاضطجاع .(Gardner 1980) . وبالحقيقة قد تفاقم الاضطجاع بالمستويات العالية لمنظم النمو هذا . اما الـ Morphactins فهي ذات فوائد عند استخدامها بمستويات عالية ولا تسبب اضراراً للنبات وتوسع الفترة الفعالة للتقزم (Schneider 1970, 1972). وعلاوة على احداث التقزم فانها تحث نمو البراعم الجانبية وتؤخر الشيخوخة . وتسبب معوقات النمو ايضاً تلوين الاوراق بلون اخضر غامق ، ويظهر بان ذلك بسبب زيادة محتوى الكلوروفيل .

يسمى مثبط النمو Daminozide, تجارياً *Kylar* (شكل ٧ ـ ١٦) . وهو يستخدم على اكثر من ١٤٠,٠٠٠ هكتار سنوياً في حقول فستق الحقل النوع المواد في جنوب الولايات المتحدة الامريكية . وليس الغرض من استعماله تقليل الاضطجاع بل لتقليل النمو الخضري المتأخر للسيقان لاجل تحويل اكثر نواتج التمثيل الى البذور . كما ان تقليل السيقان يسهل عملية الحصاد . وقد ازداد حاصل القرنات للصنف المتأخر 'Dixie Runner' ذو السيقان المدارة زيادة معنوية برشها بالـ Kylar في مرحلة نشوء القرنات .(N'Diaye 1980).

يثبـــط Regim-8 2,3,5-triiodobenzoic acid, أو (TIBA) انتقال الـ IAA (Galston 1947), ويسبب تكوين اوراق قائمة (تأثير شجرة عيد الميلاد (Christmas tree effect)، وبذلك يتكون لفول الصويا كساء خضري Canopy

اكثر فعالية في اعتراض ضوء الشمس (شكل ٧ ــ ٢٠) . هذا وقد يحفز ويغير تركيب الكساء الذي يدوره يزيد عدد القرنات وحاصل البذور (Greer and Anderson 1965) . لا تساند بيانات باحثين اخرين فرضية تحسين الكساء،وبدل من ذلك اقترحوا بان المثبط يحسن توزيع الثمار الناتج من تقليل النمو الخضري (Tanner and Ahmed 1974). وقد توقف استخدام مركب Regim-8 ربما بسبب عدم تغطية التكاليف وعدم ثبات الزيادة في الحاصل .



شكل (٧ ــ ٢٠) الكساء الخضري للنبات فول الصويا صنف 'Hawkeye' غير المعاملة (العليا) مقارنة مع النباتات المعاملة بـ TIBA السفلى . لاحظ التغير الحاصل في هندسة الكساء(Greer and Anderson 1965)

يستخدم في المملكة المتحدة مركب الـ CCC بصورة واسعة على الشعير والحنطة لتنظيم معدل نمو التفرعات .ويتم ايقاف التفرعات الاولية والثانوية بصورة موقتة لمنع السيادة القمية على التفرعات في الترتيب الاعلى وبذلك يتوزع النمو والحاصل بتساوي اكثر ضمن التفرعات ويزداد الحاصل الكلي .

وقد استخدمت مسقطات الاوراق **defoliants** للمساعدة في الحصاد الميكانيكي أو الالي للقطن . وقد استخدم مركب **Endothall** تجارياً واخيراً تم اطلاق مركب اخر فعال يسمى **Harvade** . ومن المحتمل بان **(MH) maleic hydrazide** انجح مثبط استخدم لمقاومة التفرع (السيقان الجانبية) في التبغ . وقد استخدم MH بصورة اساسية في جميع المساحة المزروعة بالتبغ في الولايات المتحدة . واذا لم يعامل التبغ بعد قطع النورة الزهرية فان البراعم الجانبية تتحرر من السيادة القمية وتعطي سيقاناً بسرعة بحيث تضلل العناصر الغذائية من الاوراق الجاهزة للحصاد مسبباً انخفاض نوعية اوراق التبغ التسويقية .

الاثيلين Ethylene

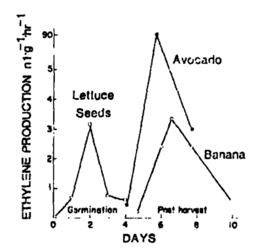
ان انبعاث أو اطلاق الاثيلين من الثمار الناضجة التي يكون فيها التنفس مرتفع **climacteric** (الثمار التي تبلغ الذروة في النضج مثل التفاح والافوكادو avocado والموز والثمار الحجرية) معروف منذ زمن بعيد **(Pratt and Goesch 1964)**. يحفز خلط الثمار الناضجة مع الثمار الخضراء نضج اكثر انتظاماً بسبب وجود الاثلين . وهو غاز ينتقل بسهولة بالانتشار من الثمار الناضجة الى الخضراء . وهناك مثل قديم يقوم (تفاحة رديئة تتلف البرميل) ويظهر بان له اساس معقول .

وقد يتطاير عدد من المركبات من انسجة النبات ولها فعالية كالاثيلين . الا ان الاثيلين قد اظهر فعالية مقدارها ٦٠ ـ ١٠٠ بقدر فعالية احد هذه المركبات وهو البروبلين **propylene (Pratt and Goeschi 1969)** . الاثيلين غاز ذو جزيئات صغيرة (شكل ٧ ـ ١٦) . وقد جعل صغر حجم جزيئات الاثيلين وصورته الغازية حالة فريدة كيمياوياً وفسيولوجياً بين الفايتوهورمونات **(Abeles 1973)** . يكون انتشار الاثيلين غير حيوي في انسجة النبات وبما انه يفقد كغاز فلا ضرورة لوجود نظامي ازالة السموم والانتقال . بالمقارنة نجد ان الهورمونات الاخرى قد طورت نظامي ازالة السموم والانتقال .

التواجد الطبيعي للاثيلين

علاوة على التركيز العالي للاثيلين في الثمار ذات مرحلة النضج الحرجة climacteric (تنفس عالي) (شكل ٧ ـ ٢١) ، فانه يتواجد الى حد ما خلال اجزاء النبات التي تشمل على الاوراق والسيقان والجذور والازهار والثمار والبذور (Abeles 1973) .

وللاثيلين فعاليات عديدة فهو يزيد من سرعة بعض العمليات ويؤخر عمليات اخرى (جدول ٧ ـ ١) . ويرتبط انتاج الاثيلين الى درجة كبيرة مع توفير الاوكسجين (Leopold 1972) ، كما ان المعاملة بـ 2,4-D تؤدي الى زيادة محتوى الاثيلين في الانسجة بمقدار ٥٠ مرة (Burg and Burg 1966) . وفي الحقيقة قد يعود انتاج الاثلين لاسباب عديدة تعزي الى الاستجابة لل 2,4-D .



شكل (٧ ـ ٢١) انتاج الاثيلين (ethylene) في بذور الخس النابتة وثمار الavocadoوالموز بعد الحصاد (Leopold and Kriedemann 1975)

ترتبط التراكيز العالية للاثيلين في الثمار ذات مرحلة النضج الحرجة بمعدلات تنفس عالية واطلاق ثاني اوكسيد الكاربون (شكل ٧ ـ ٢١) . وقد لوحظ انتاج عالي للاثيلين في الانسجة المعرضة للشد وا لبادرات الصغيرة . ويختلف تركيز الاثيلين في الثمار والانسجة الاخرى اعتماداً على البيئة . الا ان الانسجة غير الحية تكون خالية من الاثيلين .

ايض الاثيلين Ethylene Metabolism

ان اصل الاثيلين (المركب المنشيء) كان ولا يزال محيراً لحد ما،هذا وقد اقترح عدد من المركبات المعقولة . وهي تشمل على حامض البايروفيك pyruvic acid (pyruvate), و acetate, و formate, و acrylate, و linolinate, و ethanol, و propanol and (Abeles 1972)· ان اكثر المركبات قبولاً هو الميثايونين methionine والذي يتحلل كما يلي :

$$\overset{5}{CH_3}\text{-S-}\overset{4}{CH_2}\text{-}\overset{3}{CH_2}\text{-}\overset{2}{CH}(NH_2)\text{-}\overset{1}{COOH} \xrightarrow{\text{انزيم}}$$

$$CO_2 + \underset{\text{فوروميت}}{CHOOH} + \underset{\text{أثيلين}}{CH_2{=}CH_2} + CH_3\text{-S-R} + NH_3$$

ان قبول المثيايونين كاصل للاثيلين يولد بعض المشاكل حيث ان التركيز الطبيعي غير كافي لتجهيز توليد الاثيلين للحد الذي يحدث في الثمار ذات مرحلة النضج الحرج والتي قد تحوى على تركيز اثيلين ٣٠٠٠ مرة بقدر الثمار التي لاتمر بمرحلة النضج الحرجة .(Abeles 1972) .

الاستجابات للاثيلين

لاتقتصر فعالية الاثيلين على الاستجابات الفسيولوجية بعد الحصاد بل من المعروف ان فعاليته تشمل على عدد من الاستجابات تتراوح من الانبات الى الشيخوخة (Burg 1962; Abeles 1972; Leopold 1972) ·

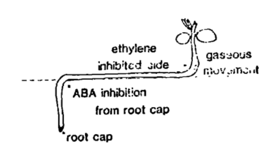
تحدث زيادة كبيرة في محتوى الاثيلين خلال نضج الثمار ذات مرحلة النضج الحرجة (شكل ٧ ـ ٢١) . والثمار التي بمرحلة نضج حرجة (مثل البرتقال والذرة الصفراء وفسق الحقل) لاتظهر ارتفاع يذكر في محتوى الاثيلين . ويحصل ارتفاع كبير في انتاج الاثيلين في البادرات في اليوم الثاني والثالث من عمرها خلال الانبات (شكل ٧ ـ ٢١) .

ويعتقد بأن ظهور الاثيلين في البادرات الحديثة يؤدي الى زيادة قطر الساق وتكوين نباتات قوية ويحفزها على البقاء. كما ان تعكف الرويشة(Plumule hook) في بادرات نباتات ذات الفلقتين هو استجابة للاثيلين (Burg et. al. 1971) . هذا

ويؤدي تعريض البادرات الى الضوء الاحمر الى استقامة الرويشة . ويسمى تأثير الاثيلين على نمو البادرات بالاستجابة الثلاثية (Pratt and Goesch 1969) triple response :ـ

١ ـ تقليل الاستطالة (٢) زيادة القطر (٣) عدم الانتحاء الارضي (ageotropic) قبل التعرض للضوء . ويبدو بان هذه الاستجابات تحفز البزوغ والبقاء لبادرات ذات االفلقتين ، وخاصة في انواع الانبات الهوائي

أن الكثير من الاستجابات التي كانت تعزى في السابق الى الاوكسينات تعزى الآن الى الاثيلين مثل الانتحاء الارضي (geotropism) . والانتحاء الضوئي (phototopism) . واستناداً الى نظرية الاثيلين . يتولد الاثيلين في الجانب السفلي من الساق الذي يكون بوضع افقي بسبب انتقال الاوكسين الى الجانب السفلي استجابة للجذب الارضي . وينتشر الاثيلين الى الاعلى كغاز ويثبط نمو الجزء العلوي للساق . وهكذا تحصل على استجابة انتحاء الى الاعلى (شكل ٧ ـ ٢٢) .



شكل (٧ ـ ٢٢) استجابة الانتحاء الارضي لبادرة وضعت افقياً مشيراً الى انتقال الـ ACA من قلنسوة الجذر وانتاج الاثيلين وتثبيط الجانب العلوي مسبباً انحناء .

ان تثبيط انحناء النمو بوجود ثاني اوكسيد الكاربون والاثيلين المثبط دلائل قوية لنظرية الاثيلين (Wheeler and Salisbury 1980) . وتحفز التراكيز العالية للاثيلين النمو الافقي للسيقان وتؤدي زيادة تراكيز الاثيلين في منطقة الجذور الى تثبيط نمو الجذور . ويمكن التخلص من هذا التثبيط بزيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون بمستويات معتدلة (Radin and Leomis 1969) . وربما يوضح هذا ماقد ذكر احياناً بان زيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون تحفز نمو الجذور .

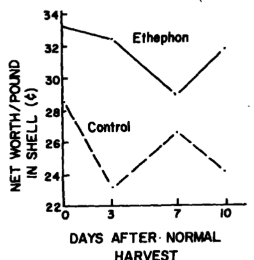
لقد تبين بان انتاج الاثيلين يرتبط بسرعة الشيخوخة في الانسجة المريضة (ketring and Melouk 1980) . كما تنفصل وتسقط الاوراق المصابة

بمرض. ويؤدي الرش بمادة $AGNO_3$ وهو مضاد لعمل الاثيلين الى زيادة الاحتفاظ بالاوراق في صنف فستق الحقل (Tamnut 75)

لوحظ بان الشد الفيزياوي المعوق للنمو يسبب زيادة حادة في الاثيلين في الانسجة المعرضة للشد. وقد توضح معوقات التربة وانتاج الاثيلين النمو الافقي (diageotropic) لمدقات الـ gynophores في ازهار فستق الحقل (المهاميز pegs) وهو يمثل انتحاء ارض موجب لحين اختارقه التربة. الا ان ارتباط الاثيلين مع هذا النمط من النمو في مدقة فستق الحقل لم يتم تأكيده الى حد الآن. ويزيد الاثيلين قدرة انبات البذور الساكنة (مثل بذور فستق الحقل) وتحفيز انبات بذور دغل Witchweed (Eplee 1975) . ومن الضروري معاملة بذور بعض اصناف فستق الحقل بالايثيفون ethephon (وهو مركب يطلق الاثيلين ببطئ (2-chloroethylphosphonic acid) لحصول انبات جيد.

الاستخدامات الزراعية للاثيلين

ان استخدام الاثيلين في الزراعة محدود جزئياً بسبب ان معاملة الحقل بالغاز عملية غير تطبيقية. الا ان هناك منتج سائل تجاري يسمى ,ethephon متيسر الآن ويطلق الاثيلين ببطء للنباتات المعاملة. وقد ادى استخدامه على الجوز walnut في الاسراع بالشيخوخة وسقوط الثمار. وتوفير حصاداً مبكراً مع تحسين نوعية الجوز (شكل ٧ ـ ٢٣).



شكل (٧ ـ ٢٣) تأثير الايثيفون ethephon على نوعية لب الجوز walnut المسبب الى انتفاخ مبكر

Sibett et al. 1978,

وقد استخدام الايثيفون بشكل فعال لاعاقة نمو بادرات التبغ في المشاتل (kasperbauer and Hamilton 1978) . ففي المواسم الممطرة يكون نمو البادرات سريع جداً بحيث يتعذر المحافظة على شتلات جديدة لزراعتها في الحقل . الا ان المعاملة بالايثيفون قد عرقل نمو البادرات بما يعادل عشرة ايام . ويؤدي معاملة البذور بالايثيفون الى كسر طور السكون وتحسين الانبات .

تسبب المستويات العالية للاثيلين في الجو الى عدم انتظام فسيولوجي للنبات (حصول نمو غير طبيعي) مثل ظهور الحوامل الزهرية للخس (Morris et al. 1978). في هذه الدراسة التي ظهرت فيها حوامل زهرية لنباتات الخس في منطقة كلفورينا كان مصدر التلوث بالاثيلين من الغازات الصادرة من محرك الرافعة الشوكية . كما ان الثمار الناضجة المخزونة مع الخس في مخازن بادرة تعد مصدراً للاثيلين ايضاً .

الخلاصة

تسمى المواد الكيمياوية التي تتواجد بتراكيز قليلة جداً فايتوهورمونات وهي تنظم نمو وتكوين النبات وتنسيق الشكل الظاهري له . وقد يكون هناك نقص وراثي في النبات لهورمون معين (مصدر داخلي) فسيجيب للمعاملة الخارجية بالهورمون (مصدر خارجي) تقسم منظمات النمو الى خمسة مجاميع هي (١) الاوكسينات (٢) الجبريلينات (٣) السايتوكاينينات (٤) مثبطات النمو (٥) الاثيلين . وهناك دلائل حول وجود هورمون التزهير . الا انه لم يعزل او يشخص لحد الآن . وهناك مواد طبيعة اخرى لها فعالية الهورمونات (مثل triacontanol) وقد عزلت وشخصت الا انها لاتقع في المجاميع الخمسة السابقة . وعادة يكون عضو تمثيل هورمون النمو غير عضو الاستجابة له . ويتطلب ان ينتقل الهورمون بين العضوين ماعدا الاثيلين الذي ينتقل بالانتشار الغازي . وتكون الاوراق الحديثة والبراعم القيمة ذات محتوى عالي من الاوكسين . بينما تكون الجذور الحديثة ذات محتوى عالي من الجبريلينات والسايتوكاينينات . وعادة تكون الثمار غنية بجميع الهورمونات .

ان عدد من المركبات المصنعة المماثلة لمنظمات النمو منتجة ومتداولة تجارياً كمبيدات ادغال وخاصة الاوكسينات (مثل 2,4-D , 2,4,5-T و picloram وبعض مشتقات حامض البنزويك) . وقد تم انتاج عدد من مثبطات النمو من مثبطات النمو او معوقات النمو صناعيا للاستخدامات الزراعية [مثل (CCC) (chlormequat و (SADH) daminozide و triiodobenzorc acid (TIBA)] . يطلق الايثيفون الاثيلين ببطء ولا يستخدم على نطاق تجاري . وماعدى بعض الحالات فان اصناف المحاصيل الحديثة بكل وضوح قد انتخبت لمستويات عالية من الهورمونات الداخلية وهي كافية لاعطاء استجابة قليلة او معدومة للمصادر الخارجية للاوكسينات والجبريلينات والسايتوكاينينات ومثبطات النمو والاثيلين . ولا تشمل هذه الحالة على المحاصيل البستانية العديدة ذات دورات التربية الطويلة .

تختلف استجابة اعضاء النبات الى التراكيز المختلفة للهورمونات النباتية . وتتحفز السيقان بالاوكسينات في مدى واسع من التراكيز . بينما تثبط الجذور في مدى ضيق . وتستطيل سلاميات بعض انواع النباتات المتقزمة الى الارتفاع الطبيعي اذا عوملت بالجبريلين في مدى واسع . وعادة تعمل الهورمونات سوية لتحفيز الاستجابة بدلاً من عملها بشكل منفرد .

يعتبر حامض الاندول استيك (IAA) و GA_3 وحامض الابسيسيك (ABA) والاثيلين مركبات شائعة ومنتشرة بصورة واسعة كهورمونات نباتية . عزل الزيتان zeatin من سويداء الذرة الصفراء ويبدو انه اكثر السايتوكاينينات تواجدا في النبات . ولقد طورت اختبارات حيوية مثل اختبار رويشة الشوفان واختبار اليرون الشعير واختبار انسجة لقياس وجود الاوكسينات والجبريلينات والسايتوكاينينات على التوالي . وتؤثر اكثر الهورمونات النباتية مدى واسع من الاستجابات لذا يوجد عدد من الاختبارات الحيوية المتيسرة . لقد اصبحت طرق إختبار الكيموالكترونية electrochemical assay مهمة جداً . وتتواجد الهورمونات في النبات بشكل مقيد او حر وهذا يؤثر على جاهزيتها .

وبشكل عام تؤدي منظمات النمو الاستجابات التالية :

١ ـ تحفز الاوكسينات النمو بالتوسع الخلوي وتسبب السيادة القيمة .
٢ ـ تشجع الجبريلينات نمو المرستيمات البينية في السلاميات والاوراق .
٣ ـ تحفز السايتوكاينينات النمو بالانقسام الخلوي .
٤ ـ تعيق مثبطات النمو الاستطالة وتحفز الانفصال والشيخوخة .
٥ ـ يحفز الاثيلين نضج الثمار والنمو الافقي .

وعادة تعمل منظمات النمو بالتعاون مع بعضها لاحداث إستجابة بدلاً من عملها على انفراد .

References

Abeles, F. B. 1972. Annu. Rev. Plant Physiol. 23:259–92.
______. 1073. Ethylene in Plant Biology. New York: Academic Press.
Addicott, F. T., and J. L. Lyon. 1969. Annu. Rev. Plant Physiol. 20:139–64.
Ali, A. A., and R. A. Fletcher. 1971. Can. J. Bot. 49:1727–31.

Allen, O. N. 1973. In Forages, 3d ed., ed. M. E. Heath et al. Ames: Iowa State University Press.
Audus, L. J. 1972. Plant Growth Substances. London: Leonard Hill.
Aung, L. H., A. A. De Hertogh, and G. Staby. 1969. Plant Physiol. 44:403–6.
Bailey, K. M., I. D. J. Phillips, and D. Pitt. 1976. J. Exp. Bot. 27:324–36.
Brian, P. W. 1958. Nature 181:1122–23.
Brian, P. W., and H. G. Henning. 1961. Nature 183:74.
Burg, S. P. 1962. Annu. Rev. Plant Physiol. 13:265–302.
Burg, S. P., and E. A. Burg. 1966. Science 152:1269.
Burg, S. P., A. Apelbaum, W. Eisinger, and B. G. Kang. 1971. Hortic. Sci. 6:359–64.
Carr, D. J., ed. 1972. The Plant Growth Substances. 1970. Berlin: Springer-Verlag.
Cathy, H. M. 1964. Annu. Rev. Plant Physiol. 15:271–302.
Chlor, M. A. 1969. Nature 214:1263–64.
Cocucci, S., and M. Cocucci. 1977. Plant Sci. Lett. 10:85–95.
Collins, G. B., W. E. Vian, and G. C. Phillips. 1978. Crop Sci. 18:286–88.
Cornforth, J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback, and P. F. Wareing. *1965. Nature* 204:1269–70.
Davis, L. A. 1968. Ph.D. diss., University of California, Davis.
Dörffling, K. 1972. In Hormonal Regulation in Plant Growth and Development, ed. H. Kaldewey and Y. Vardar. Weinheim: Verlag Chemie.
Eplee, R. E. 1975. Weed Sci. 23:433–36.
Evans, L. T. 1966. Science 151:107–8.
Fenton, R., T. A. Mansfield, and R. G. Jarvis. 1982. In Chemical Manipulation of Crop Growth and Development, ed. J. S. McLaren. London: Butterwoith.
Fernqvist, I. 1966. Lantbrukshogskol. Ann. 32:109–244.
Galston, A. W. 1947. Am. J. Bot. 34:356–60.
Gardner, F. P. 1980. Western Ill. Univ. Annu. Rep., unpublished.
Gardner, F. P., and J. W. Reeves. 1980. Abstr. Ill. State Acad. Sci.
Greer, H. A. L., and I. C. Anderson. 1965. Crop Sci. 5:229–32.
Hart, R. C., and G. E. Carlson. 1967. USDA-ARS, CR-55-67.
Hedden, P., J. MacMillan, and B. O. Phinney. 1978. Annu. Rev. Plant Physiol. 29:149–92.
Heide, O. M. 1972. In Hormonal Regulation in Plant Growth and Development, ed. H. Kaldewey and Y. Vardar. Weinheim: Verlag Chemie.
Jaggard, K. W., D. K. Lawrence, and P. V. Briscoe. 1982. In Chemical Manipulation of Crop Growth and Development, ed. J. S. McLaren. London: Butterworth.
Jones. E. R. H., H. B. Henbest, G. F. Smith, and J. A. Bently. 1952. Nature 169:485.
Kasperbauer, M. J., and J. L. Hamilton. 1978. Agron. J. 70:363-66.
Ketring, D. L., and H. A. Melouk. 1980. Proc. Am. Peanut Res. Educ. Soc. 12:64.
Krishnamoorthy, H. N., ed. 1975. Gibberellins and Plant Growth. New York: Wiley.
Lang, A. 1970. Annu. Rev. Plant Physiol. 21:537–70.
Leopold, A. C. 1964. Plant Growth and Development. New York: McGraw-Hill.
______. 1972. In Hormonal Regulation in Plant Growth and Development, ed. H. Kaldewey and Y. Vardar. Weinheim: Verlag Chemie.
Leopold, A. C., and P. E. Kriedemann. 1975. Plant Growth and Development. 2d ed. New York: McGraw-Hill.
Leshem, Y. 1973. The Molecular and Hormonal Basis of Plant Growth Regulation. New York: Pergamon.

Letham, D. S. 1968. In Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances, ed. F. Wightman and G. Setterfield. Ottawa: Runge.
Loveys, B. R., and P. F. Wareing. 1971. Planta 98:109–16.
Luckwill, L. C. 1976. Outlook Agric. 9:46–51.
Marre, E. 1977. In Plant Growth Regulators, ed. P. E. Pilet. New York: Springer-Verlag.
Masuda, Y. 1977. In Plant Growth Regulators, ed. P. E. Pilet. New York: Springer-Verlag.
Milborrow, B. V. 1967. Planta. 76:93–113.
______. 1974. Annu. Rev. Plant Physiol. 25:259–307.

Miller, C. O. 1961. Annu. Rev. Plant Physiol. 12:395–408.
Mitchell, J. B., and P. C. Marth. 1947. Growth Regulators for Garden, Field and Orchard. Chicago: University of Chicago Press.
Morris, L. L., A. A. Kader J. A. Klaustermeyer, and C. C. Cheyney. 1978. Calif. Agric. 32:12–13.
N'Diaye, O. 1980. Ph.D. diss., University of Florida, Gainesville.
Nelson, P. M., and E. C. Rossman. 1958. Science 127:1500–1501.
Nitch, C. 1950. Am. J. Bot. 37:211–15.
Ohkuma, K., J. L. Lyon, F. T. Addicott, and F. T. Smith. 1963. Science 142:1592–93.
Paleg, L. G. 1965. Annu. Rev. Plant Physiol. 16:291–322.
Phillips, I. D. J. 1965. Annu. Rev. Plant Physiol. 16:341–67.
Phinney, B. O. 1956. Proc. Natl. Acad. Sci. 42:185–89.
Phinney, B. O., and C. A. West. 1960. Annu. Rev. Plant Physiol. 11:411–36.
Pratt, H. K., and J. D. Goeschl. 1969. Annu. Rev. Plant Physiol. 20:541–84.
Probsting, W. M., P. J. Davis, and G. A. Marx. 1978. Planta 141:231–38.
Quinlan, J. D., and R. J. Weaver. 1969. Plant Physiol. 44:1247–52.
Radin, J. W., and R. S. Loomis. 1969. Plant Physiol. 44:1584–89.
Rice, E. L. 1974. Allelopathy. New York: Academic Press.
Schaeffer, G. W., and A. A. Abdul-Baki. 1973. Bull. Torrey Bot. Club 100:143–46.
Schneider, G. 1970. Annu. Rev. Plant Physiol. 21:499–536.
______. 1972. In Hormonal Regulation of Plant Growth and Development, ed. H. Kaldewey and Y. Vardar. Weinheim: Verlag Chemie.
Scott, P. C., and A. C. Leopold. 1967. Plant Physiol. 42:1021–22.
Shepard, J. F., D. Bidney, and E. Shanin. 1980. Science 208:17–24.
Sibbett, G. S., G. C. Martin, U. C. Davis, and T. Draper. 1978. Calif. Agric. 32:12–13.
Steward, F. C. 1964. Plants at Work. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
Tanner, J. W., and S. Ahmed. 1974. Crop Sci. 14:371–74.
Thimann, K. V. 1937. Am. J. Bot. 24:407–12.
______. 1963. Annu. Rev. Plant Physiol. 14:1–18.
______. 1972. In Plant Physiology: A Treatise, vol. 1B, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press.
Thomas, T. H. 1976. Outlook Agric. 9:62–68.
Thomas, T. H., P. F. Wareing, and P. M. Robinson. 1965. Nature 205:1270–72.
Torrey, J. G. 1958. Plant Physiol. 33:358–63.
Wain, R. L., and C. H. Faucett. 1969. In Plant Physiology: A Treatise, vol. 1B, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press.
Walton, D. C. 1980. Annu. Rev. Plant Physiol. 31:453–89.
Wareing, P. F. 1976. Outlook Agric. 9:42–45.
Wareing, P. F., R. Horgan, I. E. Henson, and W. Davis. 1977. In Plant Growth Regulators, ed. P. E. Pilet. New York: Springer-Verlag.
Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. 1978. The Control of Growth and Differentiation in Plants. 2d ed. New York: Pergamon.
Weaver, R. J. 1972. Plant Growth Substances in Agriculture. San Francisco: W. H. Freeman.
Went, F. W., and K. V. Thimann. 1937. Phytohormones. New York: Macmillan.
Wheeler, R. M., and F. B. Salisbury. 1980. Science 209:1126–27.
Wilkins, M. B., ed. 1969. Physiology of Plant Growth and Development. New York: McGraw-Hill.

______. 1977. In Plant Growth Regulators, ed. P. E. Pilet. New York: Springer-Verlag.
Wittwer, S. H. 1958. Econ. Bot. 12:213–55.
Worsham, A. D., D. E. Moreland, and D. Klingman. 1959. Science 130:1654–56.
Yang, S. F. 1967. Arch. Biochem. Biophys. 122:481–87.
Ziev, M., and E. Zamski. 1975. Ann. Bot. n.s. 39:579–83.



النمو والتكوين
Growth and Development

نمو وتكوين النبات عمليات ضرورية لحياة وتكاثر النوع . وهي عمليات مستمرة خلال دورة النبات وتعتمد على جاهزية المرستيمات **meristems** ونواتج التمثيل والهرمونات ومركبات النمو الاخرى والبيئة الملائمة .

حسابياً يمكن التعبير على نمو النبات كدالة للتركيب الوراثي × البيئة = دالة (عوامل النمو الداخلية × عوامل النمو الخارجية) . تتاثر بعض الصفات بدرجة رئيسية بالتركيب الوراثي ، واخرى بالبيئة وتعتمد درجة التأثر على الصفة . ينظم الـ **DNA** ترتيب الاحماض الامينية الى بروتينات معينة وانزيمات مكوناً القدرة الوراثية على النمو والتكوين والشكل الظاهري الكامل للنبات . يعطي التداخل بين التركيب الوراثي والبيئة التعبير عن القدرة الوراثية .

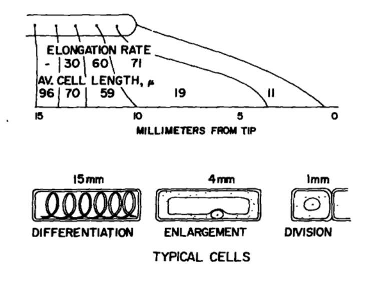
ان الهدف في الانتاج الحديث للمحاصيل هو زيادة معدلات النمو والحاصل من خلال تجميع العوامل الوراثية والبيئية . ويمكن تغيير التركيب الوراثي من خلال تربية النبات والانتخاب ويعطى احياناً نتائج كبيرة ويمكن حث او تحفيز المناخ القريب من النبات (المناخ الصغير) **microclimate** بطرق عديدة مثل اختيار الموقع والحراثة والري والبزل والتسميد ومكافحة الآفات والطرق او الستراتيجيات الزراعية المختلفة العديدة (مثل موعد الزراعة ، الكثافة النباتية وتوزيع النباتات) ان اغلب هذه الامور تستعمل عادة من قبل المزارع في الزراعة الحديثة ويمكن ان تتوسع القائمة .

تعريف النمو :

ان شرح النمو اسهل من تعريفه وبعبارة محدود (ضيقة) انه عبارة عن انقسام الخلايا **cell division** (الزيادة في العدد) وتوسع الخلايا **cell enlargement** (زيادة الحجم) . وان كلا العمليتين تتطلبان تمثيل البروتين وهي غير عكسية .

تشمل عملية توسع الخلايا تميء **hydration** وتكوين الفجوات **vacuolation** واحياناً تعتبر عملية التمييز **differentiation** (تخصص الخلايا) جزء من النمو . ويتطلب تكوين النبات كل من النمو والتمييز شكل (٨ ـ ١) .

بينما يعرف البعض نمو النبات بأنه عملية انقسام وتوسع الخلية يعرفه مختصى المحاصيل الحقلية بأنه الزيادة في المادة الجافة . يشمل هذا التعريف عملية التميز التي تساهم كثيراً في تراكم المادة الجافة وفي التحليل النهائي نجد ان تكوين النبات ومظهره الخارجي ينتج من العمليات الثلاثة : النمو بانقسام الخلايا والتوسع والتميز .



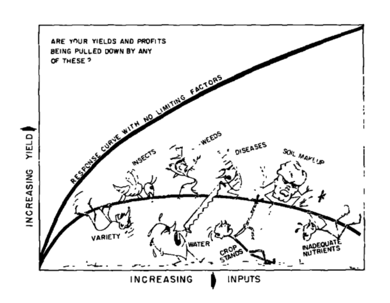
شكل (٨ ـ ١) مناطق النمو والتمييز وانواع الخلايا الممثلة لقمة جذر الذرة الصفراء (Baldovinos 1953) .

يستعمل عادة تراكم الوزن الجاف كمقياس لوصف النمو بسبب انه ذا اهمية اقتصادية كبيرة . اضافة الى استعمال عدد من المقاييس ذات العلاقة كارتفاع النبات والحجم ومساحة الاوراق . ان الوزن الرطب اقل فائدة بسبب عدم ثباته اعتماداً على الرطوبة في النبات . اما منتجي الخضراوات والازهار والثمار فانهم يهتمون اكثر بالوزن الرطب (مع عوامل النوعية) من الوزن الجاف .

عوامل النمو

يمكن تقسيم العوامل المؤثرة على النمو الى عوامل خارجية (بيئية) وعوامل داخلية (وراثية) والعوامل الخارجية هي :

١ ـ المناخ Climatic : الضوء . درجة الحرارة . الماء . طول النهار . الرياح والغازات (ثاني اوكسيد الكاربون CO_2 . الاوكسجين O_2. النتروجين N_2 . ثاني اوكسيد الكبريت SO_2. اكاسيد النتروجين . والفلور Fl . والكلور Cl. . والاوزون O_3 .
احياناً تكون هذه الغازات ملوثات (ماعدا الثلاثة الاولى) ويمكنها تكوين تراكيز كافية لتبسيط النمو .



شكل (٨ ـ ٢) بعض العوامل المحددة لانتاج المحاصيل (معهد البوتاسيوم الامريكي ١٩٦٠) .

٢ ـ عوامل التربة Edaphic : النسجة . التركيب . والمادة العضوية . سعة تبادل الايونات (CEC) حموضة التربة pH . التشبع القاعدي . وجاهزية العناصر .
تتطلب النباتات ما مجموعة ستة عشر عنصراً (انظر الفصل الخامس)

٣ ـ عوامل بايولوجية Biological : الادغال . الحشرات . مسببات الامراض . النيماتود . انواع مختلفة من الحيوانات التي تتغذى على النباتات herbivores

واحياء التربة المجهرية مثل البكتريا المثبتة للنتروجين وبكتريا عكس النترجة denitrifyins والجذور الفطرية mycorrhiza (فطريات تعايشية مرتبطة مع جذور النباتات) .

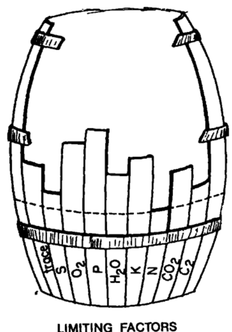
العوامل الداخلية :

١ ـ المقاومة الى شد عوامل المناخ والتربة والعوامل البايولوجية .
٢ ـ معدل التمثيل الضوئي .
٣ ـ التنفس .
٤ ـ توزيع نواتج التمثيل والنتروجين .
٥ ـ محتويات الكلوروفيل والكارومين والصبغ الاخرى .
٦ ـ نوع وموقع المرسيتمات .
٧ ـ قابلية خزن الغذاء الاحتياطي .
٨ ـ فعاليات الانزيمات .
٩ ـ تأثير الجين المباشر (مثل غزارة او قوة الهجين heterosis و epistasis) .
١٠ ـ التميز .

توجد هناك عوامل عديدة تحت السيطرة الوراثية التي تسهام بالحاصل لذا فان هذه القائمة تعد جزءاً من عوامل عديدة .

معوقات عوامل النمو Limitation of Growth Factors

كانت استجابة النبات لقلة العناصر الغذائية من اولى المواضيع العلمية التي درسها الباحثين وتعد الاعمال التي قام بها Liebig و Sachs و Blakman و Mitscherlich واخرون الاساس لتكوين النظريات العديدة لمعرفة عوامل النمو واستجابة النبات وقد ظهرت بعض هذه المفاهيم خطأ الى حالة قوانين . ان استجابات النبات وتداخلاته المحتملة كثيرة جداً ومعقدة لذا فليس من السهل توقعها ومع ذلك فان معرفة هذه النظريات يعطى فهماً جيداً لاستجابة النبات ويمكن ان يساعد في تخطيط استراتيجات ادارة المحاصيل شكل (٨ ـ ٣) .



شكل (٨ ـ ٣) قانون الحد الادنى موضح بمفهوم البرميل الممثل باضلع خشبية ذات ارتفاعات مختلفة . النتروجين اقصر ضلع يمثل القدرة القصوى للبرميل وبالتالي فهو يحدد اقصى نمو ممكن .

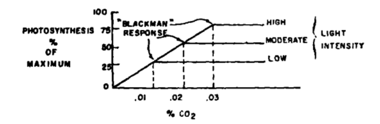
قانون ليبك للحد الادنى Liebig: Law of the minimum

اقترح Justus Von Liebig سنة ١٨٩٢ قانون الحد الادنى . ومن المحتمل ان يكون افضل نظريات العامل المحدد المعروفة . وكان كما يلي (نقص او غياب عامل ضروري لنمو النبات مع وجود العوامل الاخرى يترك التربة جرداء للمحاصيل التي تحتاج ذلك لعنصر المغذي) . ويسمى احياناً هذا القانون بمفهوم البرميل Barrel concept اذا كان البريل الخشبي يتكون من اضلع خشبية ذات اطوال مختلفة فان ارتفاع اقصر ضلع سوف يحدد قدرة البرميل للاحتفاظ بأي شيء شكل (٨ ـ ٣) وعليه فان عامل النمو المتواجد بأقل كمية (سواء كانت عوامل مناخية او بايولوجية او تربة او وراثية) سوف تحدد القابلية للحاصل .

المثالية والعوامل المحددة لبلاكمات
Blackman: Optima and Limiting Factors

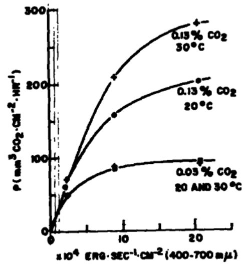
تنص نظرية المثالية والعوامل المحـددة الـتي وضعهـا F. F. Blackman (1905) على مايلي :

(عندما تكون عملية ما معتمدة في سرعتها على عدد من العوامل المختلفة فان سرعة العملية تكون محددة بسرعة ابطأ عامل) تتطلب عملية التمثيل الضوئي الضوء وثاني اوكسيد الكاربون . تقترح نظرية بلاكمان حصول انقطاع فجائي للعملية (استجابة بلاكمات) اذا اصبح احد هذين العاملين محدوداً شكل (٨ ــ ٤) ومع



شكل (٨ ــ ٤) تمثيل ثاني اوكسيد الكاربون وتداخله مع شدة الاضاءة (Blackman 1905)

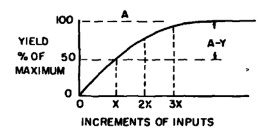
ذلك يبدو بأن هذه الزوايا الحادة وهذا النوع من الاستجابة نادراً مايحدث في الطبيعة . وبدل من ذلك تكون الاستجابة للعوامل المحددة للتمثيل الضوئي خطية منحنية Curvilinear ويصل الحد الاقصى على شكل منحنى asymptotic (شكل ٨ ــ ٥) .



شكل (٨ ــ ٥) التمثيل الضوئي لورقة الخيار وعلاقته بشدة الاضاءة ودرجة الحرارة وتركيز ثاني اوكسيد الكاربون (Gaastro 1963)

قانون ميجرلج للعوائد المتناقصة
Mitscherlich: Law of Diminshing Returns

طور احد علماء التربة الالمان يدعى Mitscherlich في عام ١٩٠٩ معادلة ربطت نمو النبات الى عوامل النمو المجهزة . وقد لاحظ انه عند تجهيز النباتات بكميات كافية من جميع العناصر ماعدا عنصر واحد محدداً فان نمو النبات يتناسب مع كمية العنصر المحدد . ولقد وجد ان نمو النبات يزداد كلما اضيفت كميات اخرى من العامل المحدد . ولكن الزيادة لم تكن متناسبة مباشرة مع الكميات المضافة من العامل المحدد (شكل ٨ ـ ٦) . ينص قانون تناقص الغلة او العوائد لميجرلج (ان الزيادة في اي محصول الناتجة عن وحدات الزيادة للعامل المتناقض تكون متناسبة مع انخفاض كمية ذلك العامل من الحد الاعلى) وتكون الاستجابة خطية منحنية **curvilinear** بدلاً من خط مستقيم كما اقترح بلاكمان ان معادلة ميجرلج كما يلي :



شكل (٨ ـ ٦) منحنى الاستجابة كما هو موضح بمعادلة ميجرلج .

$$dy/dx = C(A - Y)$$

حيث ان d هي زيادة التغير و dy هي الزيادة في الحاصل الناتجة من الزيادة في عامل النمو (dx) . A تمثل اعلى حاصل ممكن ان يتأتى عن طريق اضافة عامل النمو بدون تحديد . Y لايمثل الحاصل الذي يتأتى من اضافة أية كمية من العامل x اما C فهو ثابت النسبة وهذا يعتمد على طبيعة عامل النمو .
تكون زيادة النمو من Y اعلى قيمة لاول زيادة في x (جدول ٨ ـ ١) . ثم تصبح كمية الزياة في الحاصل (y) اقل مع تقدم كل زيادة مضافة من (x) نظرياً تمثل الزيادة حوالي نصف استجابة الاضافة المسبقة .

عندما يعبر عن الحاصل على اساس نسبي (A = ١٠٠) . C = ٠,٣٠١ .
اذا كان A = ١٠٠ ٪ فان المعادلة تكتب كما يلي
لو (١٠٠ ـ Y) = لو ١٠٠ ـ ٠,٣٠١

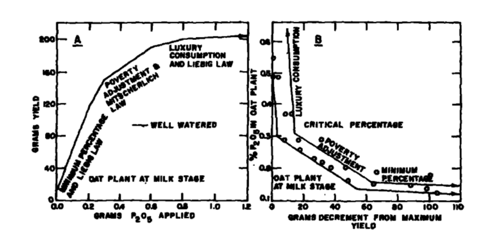
جدول (٨ ـ ١) كمية العنصر او العامل المطلوب لاعطاء نصف الحاصل (وحدة Baule) عند تطبيقها في معادلة ميجرلج

وحدة Baule المضافة	الحاصل المتوقع نسبة من الحد الاعلى
صفر	٠,٠٠
١	٥٠,٠٠
٢	٧٥,٠٠
٣	٨٧,٥٠
٤	٩٣,٧٥
مالانهاية	١٠٠,٠٠

كمية العنصر او العامل الاخر الضروري لاعطاء الصنف اعلى حاصل يسمى وحدة Baule من هذه الفرضية وكما هو موضح بالمعادلة يمكن تكهن الحاصل من اضافة وحدات Baule جدول (٨ ـ ١) . وقد اقترح Wilcox (1937) بأنه من الممكن تقدير قيمة ثابتة (C) في المعادلة لجميع المحاصيل . الا ان هذه الفكرة لم تكن مقبولة بشكل عام .

النسبة الحرجة لميسي Macy: Critical percentage

اضاف Macy (1936) ابعاد جديدة لهذه المفاهيم باقتراحة العلاقة بين كفاية المغذيات واستجابة النبات على اساس كل من الحاصل وتركيز العنصر في انسجة النبات . وقد اقترح Macy ان هناك نسبة حرجة لكل مغذي في كل نوع من انواع النباتات . (شكل ٨ ـ ٧) . وفي مدى نسبة الحد الادنى في الانسجة تؤدي اضافة زيادة المغذي الى زيادة الحاصل ولكن لاتؤدي الى زيادة في نسبة المغذي . وفي مدى تعديل الافتقار poverty-adjustment . تؤدي اضافة زيادة المغذي الى زيادة كل من الحاصل ونسبة المغذي . وفي مدى الاستهلاك الترفي luxury-consumption . وتؤدي اضافة الزيادة في المغذي الى تأثير قليل على الحاصل ولكن تحصل زيادة في



شكل (٨ ـ ٧) يوضح تفسير ميسي Macy لمفاهيم ليبيك ومجرلج وقد ربطها مع نسبة الحد الادنى وتعديل الافتقار والاستهلاك الترفي عند النسبة الحرجة (Macy 1936) .

نسبة مكونات العنصر . واقترح Macy بأن قانون Leibig يكون صحيحاً في مدى نسبة الحد الادنى في الانسجة بسبب وجود يكفي من المغذي ليسمح للنبات بنمو طبيعي .. مرة اخرى يكون قانون Liebig صحيحاً في مدى الاستهلاك الترفي والسبب بالرغم من ان هناك تجهيز كميات كبيرة من مغذي واحد فان بعض العناصر تصبح محدودة النمو وان قانون Mitscherlich للغلة المتناقصة يكون صحيحاً خلال مدى تعديل الفقر بسبب ان الاستجابة تكون منحنية خطية (يمثل ابعاد الغلة) لاضافة زيادة في العامل .

أهلية العوامل المحددة Limiting factor Qualifications

هناك اسباب عديدة تتعلق بالمفاهيم السابقة وانها نظريات ولا تقبل كقوانين ومن هذه الاسباب مايلي : ـ

١ ـ التفاعلات البيولوجية معقدة وقد تتم باكثر مسار واحد . فمثلاً يمكن ان يتحول مركب A الى مركب B ثم الى C او مباشرة يتحول الى C او بالعكس . وان انخفاض مسار واحد او الاقلال من عامل معين ليس بالضرورة ان يخفض او يوقف التفاعل .

٢ ـ تعويض عوامل بعوامل اخرى . على سبيل المثال يمكن ان يحل الصوديوم جزئياً محل البوتاسيوم في انواع المحاصيل .

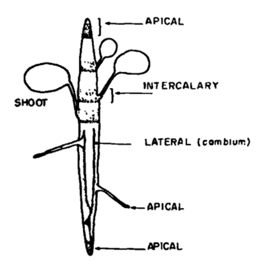
٣ ـ بعض العوامل تحور او تؤثر على عوامل اخرى . على سبيل المثال يؤدي الفسفور الى نقص في امتصاص الزنك . والبوتاسيوم يؤدي الى نقص امتصاص المغنيسيوم . وتؤدي زيادة الاشعة الى زيادة درجة الحرارة ونقصاً في جاهزية الماء .

٤ ـ تؤثر النباتات على عوامل النمو كما ان عوامل النمو تؤثر على النباتات . على سبيل المثال تؤدي اضافة النتروجين الى زيادة نمو النبات والمساحة الورقية والذي بدوره يقلل الضوء للاوراق السفلى ويخفض درجة حرارة التربة وتزداد الرطوبة نتيجة التظليل الناتجة من الزيادة الحاصلة في النمو .

٥ ـ قد يكون هناك اكثر من عامل واحد محدد في وقت واحد .

المرستيمات Meristems

يحدث النمو بانقسام وتوسع الخلايا في انسجة متخصصة تسمى مرستيمات والتي توجد في عدد من المواقع على النبات (شكل ٨ ـ ٨) . ان عدد مرستيمُات النبات كبير الا انها على اساس الكتلة الكلية تكون الانسجة المرستيمة قليلة . وقد تتنافس المرستيمات بشدة مع بعضها على المركبات العضوية والعناصر المعدنية . وبالحقيقة يعتمد اغلب فن انتاج المحصول على ادارة التنافس بين المرستيمات (مثلاً زيادة عدد



شكل (٨ ـ ٨) مرستيمات النبات(Janick1963) .

الاشطاء tillers والتفرعات . والنورات الزهرية والمساحة الورقية) وذلك بتشجيع التكوين المرستيمي في بعض البراعم القمية الكامنة (مثل البراعم الا بطية axillary buds) والمرستيمات البينة Intercalary (المرستيمات الموجودة بين الانسجة المتميزة مسبقاً) . وعادة يفضل تشجيع تكوين اوراق كبيرة وباعداد كثيرة من المرستيمات القمية والبينية واحياناً تفضل السماح بتكوين أشطاء او تفرعات من المرستيمات القمية الناتجة من البراعم الساكنة في الاوراق الجانبية . تكون المرستيمات الجانبية الخلايا الجديدة التي توسع عرض او قطر العضو ويعد الكامبيوم الوعائي vascular cambium مرتسيم جانبي متخصص والذي منه يتكون الخشب الثانوي واللحاء . ونوع اخر من المرستيم الجانبي يقع على حافة الاوراق الفتية المتوسعة توأ . تكون المرستمات القمية خلايا جديدة في قمة الجذور او السيقان مؤدية الى زيادة في الطول او الارتفاع (شكل ٨ ــ ٨) وان العلاقة بين تطور المرستيم القمي والجانبي الى هورمونات النمو موضحة في الفصل السابع .

يقع المرستيم البيني المتخصص بين انسجة متميزة مسبقاً لبعض الاعضاء شكل (شكل ٨ ــ ٨) مثلاً بين العقدة والسلامية او بين نصل الورقة والغمد . تحوي الوسادة الورقية Pulvinus في ساق الحشائش على مرستيمات بينية . وتحوي السيقان على مرستيمات بينية عند قاعدة السلامية . وعندما يضطجع الساق يحصل نمو في المرستيمات البينية باستطالة الخلايا بمعدلات مختلفة حول محيط الساق مؤدياً الى انتصاب النبات . تقوم المرستيمات البينية الموجودة عند قاعدة انصال واغماد الاوراق بتوسع طول الورقة .

وعند مناقشة المرستيمات من المفيد التميز بين المرستيمات المبعثرة او المجمعة . المرستيمات المبعثرة ذات عدد قليل من الخلايا او فعالية الخلية منخفضة فيها ويتطلب مصدر خارجي من الهورمونات لاجل النمو . ومن الامثلة على ذلك الكامبيوم والبيضة المخصبة حديثاً . وفي حالة عدم تطور العضو الاثري مثل البيضة المخصبة مباشرة الى مرستيم مجمع مع فعالية عالية للخلية وتكون الهرمونات التي تحتاجها فانها سوف تجهض . ويحوي البرعم القمي على موستيم مجمع ويكون هرمون لتجهيز نفسه . وغالباً ما تصمم العمليات الزراعية للسيطرة على تكوين موستيمات مجمعة . على سبيل المثال زراعة الذرة الصفراء بكثافات نباتية معتدلة لتشجيع تكوين عرنوص او عرنوصين على النبات الواحد (من المرستيمات المجمعة) . وليس اقل أو اكثر من ذلك . وتزرع الحنطة بمعدلات بذار معتدلة للسماح بتكوين الاشطاء tillers . وليس بمعدلات عالية لان ذلك يسبب اجهاض

الكثير من السنابل في السيقان غير الحقيقية (الكاذبة) ., pseudostems قبل مرحلة ظهور السنابل . وهكذا فان المرستيمات المجمعة تكون عدد من الخلايا فعاليتها كافية لضمان انتاج هورمونات بكميات كافية لادامة الانقسام الخلوي وسريان مباشر للكاربوهيدرات والعناصر الاخرى للتكوين الشكلي للنباتات .

علاقات النمو : Growth Correlations

يكتسب النبات صفات الشكل او الصورة بعلاقة نمو مكونات الاجزاء المختلفة كذلك مكونات الاجزاء ذات صفات شكل او صورة تعاد بالوقت والمكان . البيئة الملائمة تستطيع ان تشجع النمو كمياً الا ان هندسة geometry اجزاء النبات والنبات الكلي ثابتة نسبياً .

الألومتري : ALLOMETRY

يطلق على العلاقة بين معدلات نمو الاجزاء الفردية للعضو او الكائن الحي بالـ *allometry* . يمكن التعبير عن العلاقة بين متغيرين (X و Y) بـ $Y = bx^{K}$ حيث ان x و y تمثل معالم (مقاييس) فيزياوية و b و K ثوابت . يسمى K ثابت الالومتري . يمكن حساب كمية K من المعادلة $\log y = \log b + K \log x$ كما يمكن الحصول عليها من رسم y ضد x على مقاييس لوغارتمي مزدوج . حيث يعطي خط مستقيم فان K يمثل منحدر الخط المستقيم كما يمكن ايضاً حسابها بتحليل انحدار الخط المستقيم للبيانات اذا كان طول وعرض العضو . مثل الورقة . تتوسع بنفس المعدل فأن منحدر الخط المستقيم (معامل الالوميتري K) يساوي واحد . وتوجد علاقة كاملة بين معدلات النمو للمقياسين . اوضح Hammond (1941) ان الالوميتري لاوراق القطن الطبيعية واوراق القطن المشابهة للباميا okra-type ذات توريث عالي يتحكم بها جين واحد . معامل الالوميتري للعلاقة بين الجزء العلوي والجذور تعتمد على الاوراق الجافة وليس على الابعاد وعادة تكون ذات قيم منخفضة . يكون دليل الحصاد ونسبة وزن البذور الى الوزن الكلي للنبات ذو معامل الوميتري عالي نسبياً ومقياس ثابت باختلاف الوقت والمكان وبالرغم من ان ألالوميتري يستخدم عادة كمقياس فيزياوية للنبات فهو منطقياً يتبع العمليات الفسيولوجية ذات الارتباط . حساب الالوميتري لعلاقات

الارتباطات المختلفة يمكن ان توفر قيم تقريبية مفيدة الا انه يمكن توضيح بأنها غير مضبوطة رياضياً .

جدول (٨ ـ ٢) توزيع المادة الجافة والكاربون المشع C¹⁴ بين السيقان والجذور في نباتات الرز باستخدام ثلاث مستويات من النتروجين .

النتروجين المضاف (غم / نبات)	الجزء النباتي والنسبة	الوزن الجاف (غم / نبات)	نسبة الكاربون بعد اربعة ايام
قليل (صفر)	الساق	١,٨٦	٥٩
	الجذر	٠,٧٦	٤١
	نسبة الساق ـ الجذر (٢,٤٥)	ـ	ـ
	المجموع	٢,٦٢	ـ
متوسط (٣)	الساق	٧,٤١	٨٦
	الجذر	٢,١١	١٥
	نسبة الساق ـ الجذر (٣,٥١)	ـ	ـ
	المجموع	٩,٥٢	ـ
عالي (٦)	الساق	٨,٤٠	٨٩
	الجذر	٢,٣٣	١١
	نسبة الساق الجذر (٣,٦٠)	ـ	ـ
	المجموع	١٠,٧٣	ـ

نسبة النمو العلوي الى الجذور : SHOOT-ROOT RATIO

يعبر عادة عن العلاقة بين النمو العلوي للنبات ونمو الجذور بنسبة الساق الى الجذر (S-R) وهي ذات اهمية فسيولوجية حيث انها تعكس مقاومة النوع لشد الجفاف . وبالرغم من ان نسبة الساق الى الجذر تتحكم بها عوامل الوراثة ، فهي ايضاً تتأثر بدرجة كبيرة بالعوامل البيئية فقد لاحظ Murata (1969) بان لتسميد النتروجين تأثير كبير على نسبة الساق الى الجذر لنبات الرز (جدول ٨ـ ٢) .

انتقل حوالي ٩٠ ٪ من نواتج التمثيل الى الساق في مستويات النتروجين العالية مقارنة مع انتقال ٥٠ ٪ فقط من نواتج التمثيل الى الساق في مستويات النتروجين الواطئة . تحفز نمو السيقان الجديدة باضافة النتروجين وكانت مصب اقوى لنواتج التمثيل من الجذور . بينما يؤدي نقص الماء الى تقليل نمو كل من الجزء العلوي والجذر الا ان تأثيره يكون اكثر على النمو العلوي نسبياً (Loomis 1953) . يكون الجزء العلوي من النبات مفضلاً على الجذور عندما يتوفر النتروجين والماء بكميات كافية للنمو بينما تفضل الجذور عندما تكون هذه العوامل محدودة كما هو موضحاً بنسب الساق الى الجذور . تحصل الجذور اولاً على الماء والنيتروجين وعوامل التربة الاخرى . بينما الجزء العلوي من النبات يحصل اولاً على الضوء وثاني اوكسيد الكاربون او عوامل المناخ (الماء والعوامل الاخرى المؤثرة عى النمو العلوي والجذور مشروحة بالتفصيل في الفصل العاشر والحادي عشر) .

النمو القمي والجانبي : APICAL AND LATERAL GROWTH

تعتمد صفات شكل او هندسة النبات بالدرجة الرئيسية على توسع النمو من البراعم القمية والجانبية . يمكن ان يغير نمو البراعم الجانبية مظهر وشكل النبات كثيراً . ويظهر النمو الجانبي كسيقان جديدة عادة من البراعم الموجودة في اباط الاوراق واحياناً من منطقة العقد المضغوطة لقاعدة الساق المسماة بالتاج (crown) ويمكن ان تظهر السيقان الجديدة عرضياً من اي موقع والنتيجة النهائية هي ان النباتات تحاول ملء الفراغات المتوفرة لها وهذه صفة مفيدة مميزة للبقاء الطبيعي والانتاجية . ويعدُ الضوء العامل الاساسي الذي يسيطر على النمو الناتج من البراعم الجانبية .

النمو الخضري والثمري :

يظهر ان النباتات الحولية ذات طلب عالي على نواتج التمثيل للنمو التكاثري . ينتهي عادة النمو الخضري في النباتات الحولية بتكوين الاجزاء الثمرية . وان الاوراق والسيقان والاجزاء الخضرية لاتفشل فقط في المنافسة على نواتج التمثيل الحديثة خلال نضج الثمار بل انها لحد ما تضحي بالكاربون والعناصر المعدنية

المتراكمة فيها مسبقاً من خلال اعادة انتقالها وتوزيعها وتسرع هذه العملية من الشيخوخة senescence وتؤدي في النهاية الى موت النبات . يبدو ان النباتات الدائمة تقوم بجهد جزئي للانتاج الثمري حيث ان السيقان التي تكون الثمار قد تبقى حية وبحالة جيدة . وحتى لو ماتت تتكون سيقان خضرية جديدة من البراعم الجانبية لتحل محلها عند شيخوخة السيقان الثمرية . ويبدو ان الانواع الدائمة مثل اشجار التفاح والحمضيات لاتتأثر كثيراً بوجود الثمار الناضجة . تصل عادة سيقان النباتات المحولة العشبية سواء حشيشية ام بقولية التي تنتج اجزاء ثمرية مرحلة الشيخوخة مثل النباتات الحولية الا ان السيقان الجديدة تظهر من براعم التاج والتي تؤدي الى حالة الـ Peremation . (سوف يشرح النمو الخضري والثمري في الفصل الحادي عشر والثاني عشر)

النمو والتميز : Growth and Differentiation

ان تكوين النبات عبارة عن توافق عمليات معقدة للنمو والتميز التي تؤدي الى تراكم المادة الجافة . يحتاج التميز الى ثلاثة متطلبات هي :

١ ـ نواتج تمثيل جاهزة بكميات وافرة للاستعمال في اغلب العمليات .
٢ ـ درجة حرارة مناسبة .
٣ ـ نظام انزيمي ملائم لمساعدة عملية التميز .

اذا تم توفير هذه المتطلبات تحصل احدى او اكثر من استجابات التميز الثلاثة التالية :

١ ـ جدار الخلية
٢ ـ Cell inclusions
٣ ـ صلابة او تطويح (hardening) البروتوبلازم (Loomis 1953) .

ان العملية الاخيرة مهمة لمنع ضرر البروتوبلازم من الشد او الظروف الطبيعية مثل البرودة والحرارة او الجفاف على سبيل المثال يمكن وضع النباتات المطوعة جيداً في المشتل nursery او المنقولة في الخارج (الحقل) بنجاح اكثر من النباتات غير المطوعة . ان العامل الضروري الرئيسي لعملية التميز هو جاهزية الكربوهيدرات توفير النظام الانزيمي الضروري . تنتج عادة نواتج التمثيل بكميات وافرة لسد متطلبات النمووهي من العوامل التي تحد اوتوقف النمودون ايقاف اوتأثير على عملية التمثيل الضوئي ان العوامل التي تحد النمو اكثر من حدها او اقلالها

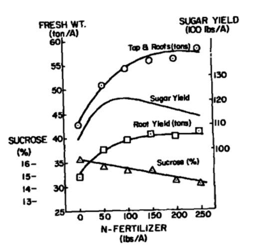
لعملية التمثيل الضوئي هي مثل نقص الماء والنتروجين والتي تؤدي الى زيادة المواد المتمثلة لدعم عملية التميز مع وجود درجة الحرارة المناسبة والانزيمات الضرورية . تثخين جدران الخلايا عبارة عن نواتج تراكم ثانوية (مثل القلويات **alkaloids** والنشويات) وقد يحصل تطويع البروتوبلازم اعتماداً على الانزيمات ودرجة الحرارة وقد تؤدي هذه التغيرات الكيمياوية الى تغيرات تشريحية وشكلية (مورفولوجية) .

ان انتاج نوعية جيدة من نواتج المحاصيل يتطلب عادة وجود ستراتيجات تؤدي الى توازن مناسب بين النمو والتميز . النمو ضروري الا انه عادة يجب ان لايفضل (على سبيل المثال مع الماء . والنتروجين) دون اعاقة التجهيز .

محاصيل الحبوب الصغيرة النامية تحت مستويات ماء ونتروجين عالية وخاصة عندما تكون الاشعة المنخفضة (كما في الكثافات العالية) تكون جدران خلاياها رقيقة Thin في السيقان مما يزيد من قابليتها على الاضطجاع والحد من هذه العوامل سوف يسبب العكس . خلايا الجدران غير السميكة تكون مرغوبة في اعناق أوراق الكرفس **celery** لجعلها طرية لهذا يكون الهدف هو تشجيع نمو اعناق الاوراق بوجود كميات كافية من الماء والنتروجين لتقليل التميز بهذه المعاملات ولتظليل اعناق الاوراق لتقليل نواتج التمثيل .

تعتبر الطرق الستراتيجية للـ **cell inclusions** بنفس ضرورة عمليات التميز السابقة . يجمع البنجر السكري السكر ببطء اذا كان النتروجين والماء متوفرة بكميات كبيرة شكل (٨ ـ ٩) . وبينما يشجع النتروجين زيادة الحاصل البايولوجي . نجد ان نسبة السكر ترتبط سلبياً مع نتروجين التربة . وتؤدي معدلات النتروجين العالية الى تقليل حاصل السكر بوحدة مساحة الارض والليالي الباردة ضرورية ايضاً لتراكم السكر .

بعد تكوين نظامين تمثيلين وخزن جيد للسكر في مرحلة النمو الخضري والتي تتطلب اغلب موسم النمو . اشعة عالية . درجات حرارة منخفضة ومستويات نتروجين وماء اقل من المثالي (كما هو موجود في مناطق ذات خطوط العرض الشمالي) . ولانتاج نوعية جيدة من البطيخ **melons** يتطلب ادارة ذات ستراتيجية مشابهة ماعدا درجات الحرارة المنخفضة .



شكل (٨ ــ ٩) استجابة البنجر السكري للسماد النتروجيني في ديفز ، كليفورنيا في سنة ١٩٧٦ لاحظ حاصل السكر العالي الناجم من معدل السماد المنخفض بدلا من حاصل البنجر الكلي Hicks and Peterson 1978

وتستعمل الترب الرملية لانتاج بطيخ التجارب في المناطق الرطبة لاجل السيطرة على مستويات الماء والنتروجين خلال مرحلة النضج . ويكون البطيخ المنتج في الترب الثقيلية في المناطق الرطبة اكبر الا انه يفقد الطعم الحلو swee-tness .

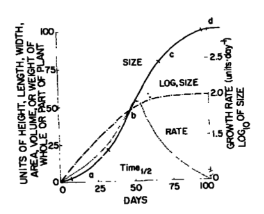
تتراكم النشويات في الجذور الورقية الهشة لنبات الجت في ايام الخريف البادرة المشمسة ، وتؤدي الاشعة العالية خلال الازهار والليالي الباردة الى زيادة نواتج التمثيل لان النواتج من عملية التمثيل الضوئي تزيد من متطلبات النمو وادامة التنفس والنتيجة النهائية هو تراكم الكاربوهيدرات كغذاء واحتياط في الجذور الوتدية وتطويع البروتو بلازم لعبور فترة الشتاء .

دليل الحصاد Harvest Index

يدل دليل الحصاد على نسبة نواتج التمثيل المتوزعة بين الحاصل الاقتصادي والحاصل الكلي (Donald and Hamblin 1976) دليل الحصاد مشابه لمعامل التوزيع ، Partitioning Coefficient (دليل الحصاد مشروح بالتفصيل في الفصل الثالث) يجب التأكد كما ذكر Stoy (1969) بان النقل الى المصبات الايضية metabolic sinks (مثل الجذور ، السيقان الجديدة ، الثمار المتكونة) معقد جداً وان آلية او قوة الجذب التي تنظم التوزيع الى المصبات الايضية غير معروفة .

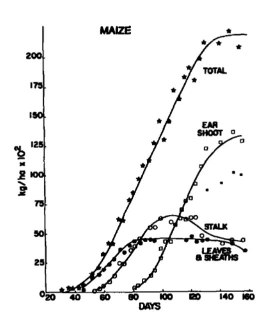
ديناميكية النمو Growth Dynamics

ان نمط النمو خلال جيل معين يوصف مثالياً بانه دالة نمو تسمى منحنى سيكمويد (منحنى سيني) Sigmcid curve وقد تختلف مدة الوقت من اقل من ايام معدودة الى سنوات . اعتماد على الكائن او العضو الا ان نمط تراكم سيكمويد ممثلة لجميع الكائنات العضوية او الانسجة والاعضاء وحتى مكونات الاحياء . عند رسم كتلة النبات (المادة الجافة) او الحجم او المساحة الورقية او الارتفاع او تراكم المواد الكيمياوية ضد (مع) الوقت فان النباتات تكون منحنياً سيكمونديا (شكل ٨ ــ ١٠) . ينتج منحنى يشبه الحرف S من المعدلات المتباينة للنمو اثناء دورة الحياة على سبيل المثال . نمو البادرات يكون بطئ وعادة تكوين الزيادة من المادة الجافة سالبة لفترة قصيرة . اسبوع او اسبوعين . يتبع هذه المرحلة فترة يكون فيها معدل النمو الاسي exponential (المرحلة التاسعة في شكل ٨ ــ ١٠) . وتعد مرحلة النمو الاسي exponential قصيرة نسبياً في الكساء الخضري للمحاصيل تتبعها مرحلة نمو الخط المستقيم *(b)* linear phase لفترة طويلة نسبياً والتي خلالها تزداد المادة الجافة بمعدل ثابت . تعد مرحلة نمو الخط المستقيم في الكساء الخضري تعبيراً لمعدل نمو المحصول crop growth rate (CGR) .



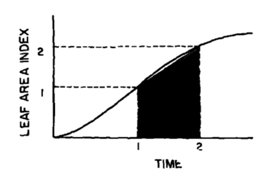
شكل (٨ ــ ١٠) خطوط منحنيات عامة لنمو النبات (الوزن ، الارتفاع ، الطول ، العرض المساحة ، الحجم) ولوغارتم النمو ومعدل النمو . وقد رسمت جميعها ضد الوقت . يشار الى اطوار النمو في منحنى النمو كمايلي : (ا) الطور الالي او اللوغارتمي (ب) طور النمو المستقيم (جـ) طور النمو الثابت (النضج الفسيولوجي) . لاحظ بان معدل النمو يصل القمة عند منتصف فترة النمو .

ويصبح معدل نمو المحصول للسيقان بدرجة اقل والاجزاء الاخرى سالباً عندما يبدأ الساق بفقدان الوزن مع بداية تكوين الحبوب نتيجة لحركة واعادة توزيع الغذاء الاحتياط القابل للانتقال الى البذور وان اساس اعادة توزيع نواتج التمثيل من التراكيب الخضرية الى التراكيب الثمرية موضح في شكل (٨ ـ ١١) . يتبع مرحلة نمو الخط المستقيم مرحلة يتناقص فيها معدل النمو (*c*) . وتصبح الزيادة في معدل النمو قليلة بتقدم الوقت حتى الوصول الى حالة ثابتة (*d*) . ويشار الى مرحلة الثانية هذه بالنضج الفسيولوجي ***physiological maturity*** . تكون الزيادة في هذه المرحلة على سبيل المثال في المادة متوازنة مع النقصان . ان افضل توضيح للمفاهيم الكمية للنمو يمكن ان يتم بدراسة الكائنات ذات الخلية الواحدة او النباتات الصغيرة مثل duckweed وعند افتراض عدم وجود معوقات بيئية فيمكن التكهن عن عدد الخلايا او عدد نباتات الـ **duckweed** بما يلي :
$N_1 = N_0 \times 2$ بعد الجيل الاول . حيث ان N_1 = عدد الخلايا الفردية او عدد



شكل (٨ ـ ١١) قياس معدلات نمو نباتات الذرة الصفراء ومكوناتها

نباتات الـ **duckweed** و N_0 العدد البدائي للخلايا او نباتات الـ **duckweed** لذا ففي نهاية الجيل الاول تتكون خليتان او نباتان من الـ **duckweed** بدل كل خلية او نبات ويكون العدد في نهاية الجيل الثاني = N_2



شكل (٨ ــ ١٢) مدة بقاء المساحة الورقية (المنطقة المظللة) تم قياسها من رسم دليل مساحة الاوراق ضد الوقت Hunt 1978

$N_0 \times 2 \times 2 = N_0 \times 2^2$ وان العدد في نهاية الجيل الثالث . بخلية واحدة او نبات واحد في الـ duckweed يساوي $N_3 = N_0 \times 2^3 = 8$ وبهذا يكون العدد في نهاية n من الاجيال كما في المعادلة التالية

$$N_n = N_0 \times 2^n.$$

واذا كانت فترة او مدة الوقت بين الاجيال ثابتة نسبياً . وهذا عادة حقيقي فان المعادلة يمكن ان تكتب كما يلي : $N = N_0 e^{kt}$

حيث ان e يمثل الاساس اللورغارتمي الطبيعي

k الثابت لمعدل النمو

t الوقت

تعكس هذه الدالة معدل نمو اسي او لوغارتمي بدلاً من خط مستقيم . ويشار اليها عادة بمعادلة compound interest equation وقد استخدمت تحت ظروف خاصة لكائنات متعددة الخلايا او نباتات راقية وذلك باحلال الوزن بدل عدد الخلايا كما يلي :

$$W = W_0 e^{rt}$$

حيث ان W يمثل الوزن و r يمثل الثابت لمعدل النمو ("interest rate") .

لا يبقى النمو عند المعدل الاسي للخلايا الفردية او النباتات طالما هناك تنافس (مثلا على المكان والمركبات والعناصر) . وفي محاصيل الحقل قد تبقى مرحلة النمو الاسي لعدة ايام فقط وخاصة في الكثافات العالية . وحتى مع النباتات المزروعة على مسافات اوسع ينهي التنافس الداخل او بعض المعوقات الاخرى معدل النمو الاسي ويبدأ مرحلة نمو الخط المستقيم (شكل ٨ ــ ١٠) . وطالما يغلق

الكساء الخضري يكون معدل النمو خطي الى مرحلة الشيخوخة واخيراً يتباطئ المعدل الى الصفر او الى حالة ثابتة .

ان اغلب مختصي المحاصيل الحقلية يعيرون اهمية قليلة لمرحلة النمو الاسية وذلك لانها في حالة الحداثة juvenile وتبقى لفترة قصيرة . ان مدة بقاء وانحدار (معدل) مرحلة الخط المستقيم (شكل ٨ ـ ١٠ . b–c) افضل توضيحاً للحاصل . ويمكن التعبير عن النمو الخطي بالمعادلة $a + bx$ حيث ان a يمثل تقاطع محور y و b يمثل الانحدار (معدل t بوحدة x

تحليل النمو Growth Analysis

غالباً مايحتاج الباحثون معرفة اكثر من النتيجة النهائية . الحاصل النهائي للمادة الجافة . العوامل على طول فترة النمو لها تأثير كبير على الناتج النهائي . واحدى الطرق لتحليل العوامل المؤثرة على الحاصل وتكوين النبات والذي هو محصلة لتراكم نواتج التمثيل الضوئي بمرور الوقت اصبح يعرف بتحليل النمو . المفهوم الاساسي والتطبيقات الفسيولوجية لتحليل النمو بسيطة نسبياً وقد شرحت ووضحت بالطرق التقليدية V. H. Blackman (1919), Briggs et al. (1920), and Fisher (1920) . استعمل تحليل النمو بشكل واسع في عدة اقطار مثل بـريطانيا . ومـن ضمنـها اعمـال Watson (1947, 1952) التقليدية . استعمل تحليل النمو في السنوات الاخيرة في الولايات المتحدة من قبل الفسيولوجين ومختصي المحاصيل الحقلية (Radford 1967) . لقد تم طبع كتابين حول الموضوع من قبل (Evans 1972; Hunt 1978)

يتطلب عمل قياسين فقط في فترات متعاقبة لاجراء تحليل النمو هما مساهمة الاوراق والوزن الجاف . وتشتق الكميات الاخرى من التحليل باجراء عمليات حسابية (جدول ٨ ـ ٣) . الطريقة التقليدية المعروفة لتحليل النمو تشمل على اجراء قياسات على فترات طويلة نسبياً (١ ـ ٢ اسـبوع) على اعداد كبيرة نسبياً من النباتات . تشمل الطريقة الثانية على اجراء القياسات بفترات قصيرة (٢ ـ ٣) يوم على اعداد قليلة من النباتات . ان كلا الطريقتين توفر قيم لمعدلات التغيرات الكمية التي تحصل خلال فترة معينة من الزمن .

الطريقة الثانية التي يتم فيها حصاد النباتات على فترات عديدة اقترحت . بانها تعطى استخدام افضل للمواد والوقت للباحث (Hunt 1978)

يتحدد الوزن الجاف بالطرق القياسية . ويمكن تحديد المساحة الورقية (وجه واحد فقط) بطرق عديدة . والطريقة الشائعة حديثاً لقياسي مساحة الاوراق بواسطة جهاز الكتروني ضوئي والذي يقرأ مساحة الاوراق مباشرة عند تغذية الاوراق الفردية فيه . والطريقة الشائعة الاخرى هي استعمال تحليل انحدار الخط المستقيم . $= a + b\,(l \times w)$

حيث ان b الانحدار

l طول الورقة

w عرض الورقة

ومن تحليل الانحدار لـ ٦٠ ورقة حصل المؤلف على معادلة لتحديد مساحة الاوراق لنبات الفاصولياء الشجيرية bush bean $a = .624 + .583\,(l \times w)$. فقد نشرت معادلات لاغلب نباتات المحاصيل (Sepaskhah 1977)

ومن الطرق الاخرى لتحديد المساحة الورقية تشمل استعمال tracing الاوراق الطرية على اوراق grid او blueprint او photocopy

لتحديد نسبة المساحة الى الوزن . ومن ثم يمكن تحويل وزن الاوراق الى المساحة الورقية باجراء حسابات معينة . ويمكن حساب المقاييس الاخرى في تحليل النمو (جدول ٨ ـ ٣) . يمكن ان يجري تحليل النمو للنباتات الفردية او المجتمع من النباتات يتم عادة اجراء تحليل النمو للنباتات الفردية في المحاصيل من المراحل الاولى الى المراحل الاخرى وهي تشمل على مايلي :

١) معدلات النمو المطلقة والنسبية .
٢) معدل وحدة الورقة او معدل صافي نواتج التمثيل .
٣) نسبة مساحة الاوراق .
٤) مساحة الاوراق النوعية specific
٥) وزن الاوراق النوعي .

جدول (٨ ـ ٢) تحليل النمو مشتق من وزن النبات ومساحة الورقة

Der المقياس antity	الرمز	القيمة الرمزية	المعادلة	الوحدة
١ـ معدل النمو النسبي	RGR	$1/W \cdot dw/dt$	$\overline{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1)/(T_2 - T_1)$	$W \cdot W^{-1} \cdot T^{-1}$
٢ـ نسبة مساحة الورقة	LAR	L_A/W	$\overline{LAR} = (L_{A_2}/W_2 + L_{A_1} + W_1)/2$	$A \cdot W^{-1}$
٣ـ مساحة الورقة النوعية	SLA	L_A/L_W	$\overline{SLA} = (L_{A_2}/W_2 + L_{A_1}/W_1)/2$	$A \cdot W^{-1}$
٤ـ وزن الورقة النوي	SLW	L_W/L_A	$\overline{SLW} = (L_{W_2}/L_{A_2}) + (L_{W_1}/L_{A_1})/2$	$W \cdot A^{-1}$
٥ـ معدل صافي نواتج التمثيل	NAR	$1/L_A \cdot dw/dt$	$\overline{NAR} = (W_2 - W_1)/(T_2 - T_1) \cdot (\ln L_{A_2} - \ln L_{A_1})/(L_{A_2} - L_{A_1})$	$W \cdot A^{-1} \cdot T^{-1}$
٦ـ دليل المساحة الورقية	LAI	L_A/P	$\overline{LAI} = (L_{A_2} + L_{A_1})/2 \cdot (1/G_A)$	dimensionless
٧ـ نمو المحصول	CGR	$1/P \cdot dw/dt$	$\overline{CGR} = 1/G_A \cdot (W_2 - W_1)/(T_2 - T_1)$	$W \cdot A^{-1} \cdot T^{-1}$
٨ـ مدة بقاء المساحة الورقية (على اساس المساحة الورقية)	LAD	None	$\overline{LAD} = (L_{A_2} + L_{A_1})(T_2 - T_1)/2$	$A \cdot T$
٩ـ مدة بقاء المساحة الورقية (على أساس دليل المساحة الورقية)	LAID	None	$\overline{LAID} = (L_{A_1} + L_{A_2})(T_2 - T_1)/2$	T
١٠ـ مدة بقاء الكتلة الحيوية	BMD	None	$\overline{BMD} = [(W_2 + W_1)/2] \cdot (T_2 - T_1)$	$W \cdot T$

= مساحة الورقة

L_A = مساحة الورقة . L_W = وزن الورقة . G_A = مساحة الارض . T = الوقت

W = الوزن . A = المساحة

وعلاقات النمو بين الاعضاء المختلفة (نسبة الجزء العلوي للنبات الى الجذور) (جدول ٨ ـ ٣) . يحلل مختصي المحاصيل الحقلية عادة نمو المجتمع النباتي لانها تمثل الحاصل الاقتصادي . وتشمل الكميات المستخدمة في تحليل نمو المجتمعات النباتية على :

١) دليل مساحة الاوراق .
٢) فترة بقاء المساحة الورقية .
٣) معدل نمو المحصول للمادة الجافة الكلية (عادة الاجزاء النباتية فوق سطح التربة) والمادة الجافة للحاصل الاقتصادي (مثل البذور . والدرنات) .
٤) معدل صافي نواتج التمثيل . ويمكن حساب معامل التوزيع او معامل دليل التوزيع (دليل الحصاد) كالنسبة بين المادة الجافة للحاصل الاقتصادي والمادة الجافة الكلية للنبات .

التحليل الكامل للنمو يقيم كل من النبات الفردية والمجتمع النباتي . والمعادلات والرموز والمعلومات الاخرى لحساب المقاييس الكمية في تحليل النمو مبينة في جدول (٨ ـ ٣) .

معدل النمو النسبي RELATIVE GROWTH RATE

يعبر معدل النمو النسبي (RGR) عن زيادة الوزن الجاف في فترات معينة وعلاقتها بالوزن الاولى للنبات . وفي حالات التطبيقات العملية يتم حساب متوسط معدل النمو النسبي ($\overline{RGR}$) من اخذ قياسات في وقت t_1 , t_2

ان المعادلة المستخدمة في حساب معدل النمو النسبي مشتقة من معادلة compound interest equation التي سبق توضيحها ، $W = W_0e^{rt}$

حيث ان W يمثل الوزن في الوقت W_0 الون الاولى . e الاساسي اللوغارتمي الطبيعي (٢,٧١٨٢٨) معدل النمو النسبي و t طول فترة الوقت.

يمثل معدل النمو قيمة ثابتة خلال فترة معينة من t_1 الى t_2 وقد تختلف قيم RGR من الوقت لآخر . يمثل RGR منحدر الخط عند رسم $\log_e W$ ضد الوقت .

يبين المثال في جداول (٨ ـ ٤) ان نباتات أ و ب ذات معدل نمو نسبي متساوي بالرغم من ان الزيادة في نباتات (ب) كانت ١٠ غم و (أ) كانت ٥ غم . هذا بسبب ان نباتات ب كانت ضعفت وزن نبات (أ) عند الابتدا بالدراسة .

جدول (٨ ـ ٤) معدل النمو النسبي النظري لنباتين يختلفان في حجمهما

المقياس	النبات	
	أ	ب
الوزن الاول (غم) W_1	٥	١٠
الوزن الثاني (غم) W_2	١٠	٢٠
الزيادة في اسبوع واحد (غم)	٥	١٠
لو $W^1 - W^2$	٢,٣٠ ــ ١,٦٠	٣,٠٠ ــ ٢,٣٠
الوقت $t_2 - t_1$ اسبوع	١	١
معدل النمو النسبي (غم / غم / اسبوع)	٠,٧٠	٠,٧٠

يبدأ عادة معدل النمو النسبي لنباتات المحاصيل بطيئاً بعد الانبات مباشرة ثم يزداد بسرعة بعد ذلك مباشرة وينخفض مرة اخرى . وتختلف الانواع االنباتية في معدل النمو النسبي . على سبيل المثال لاحظ Grime and Hunt (1975) خلال خمسة اسابيع من الانبات اختلافات كبيرة في معدلات النمو النسبية بين الانواع العشبية والخشبية تحت ظروف ملائمة . وتراوحت المتوسطات الحسابية لمعدل النمو النسبي من ٠,٢٢ غم / الاسبوع لنبات Sitka spruce الا اعلى معدل ٢,٧٠ غم / الاسبوع لنبات ***Poa annus*** (الحشيش الازرق الحولي) .

نسبة المساحة الورقية : LEAF AREA RATIO

تمثل نسبة المساحة الورقية (LAR) النسبة بين مساحة سطح الاوراق او انسجة التمثيل الضوئي وانسجة التنفس الكلية للنبات او المادة الجافة الكلية للنبات (جدول ٨ ـ ٣) .

تعكس نسبة المساحة الورقية الجزء الورقي للنبات الا ان قيم المتوسطات الحسابية لنسبة المساحة الورقية غير دقيقة (Hunt 1978) . بعض النباتات مثل عباد الشمس والبنجر السكري تكون ذات نسبة مساحة ورقية عالية مقارنة مع نباتات مثل الصنوبر كما ان معدل نموها نسبي عشرة اضعاف تلك لعباد الشمس والبنجر السكري .(Jarvis and Jarvis 1964) وعند تساوي جميع العوامل فان مثل هذه الاختلافات قد تعود الى التنافس الموقعي القوى لعباد الشمس في مرحلة الحداثة juvenile

معدل صافي نواتج التمثيل NET ASSIMILATION RATE

معدل صافي نواتج التمثيل (NAR) او معدل الوحدة الورقية هو عبارة عن الزيادة في نواتج التمثيل واغلبها من التمثيل الضوئي بوحدة مساحة الاوراق والوقت . كما انها تشمل ايضاً الزيادة في العناصر المعدنية الا ان هذا جزء كبيراً لان العناصر المعدنية تمثل ٥ ٪ او اقل من الوزن الكلي . المعادلة لحساب متوسطات قيم الـ (NAR) معدلات صافي نواتج التمثيل (جدول ٨ ـ ٣) تفترض بأن العلاقة بين وزن النبات ومساحة الاوراق خطية linear . ان هذا الافتراض يكون صحيحاً في المراحل الاولى لنمو للكائن الحي ontogeny وليس للمراحل الاخيرة . التي فيها معدل نمو المساحة الورقية قد يزداد على المادة الجافة والعكس صحيح . ان معدل صافي نواتج التمثيل غير ثابتة مع الوقت بل انها تظهر انخفاض مع تقدم عمر النبات . يزداد التغير بتقدم عمر النبات في الظروف غير الملائمة (Hunt 1978) .وتنخفض الزيادة في المادة الجافة بوحدة مساحة الاوراق عند تكوين اوراق جديدة بسبب التظليل .ان زيادة التنافس على العناصر الغذائية والعوامل الاخرى كذلك مهمة بزيادة عمر وحجم النبات .

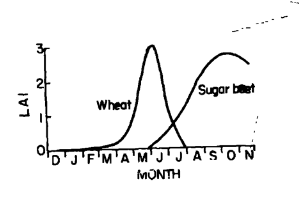
دليل مساحة الاوراق LEAF AREA INDEX

انتاج المحاصيل عبارة الوسائل العملية لاصطياد الطاقة الشمسية وتحويلها الى غذاء ومواد اخرى ذات استخدامات عديدة وعادة تصمم استراتيجات انتاج المحاصيل لاغراض اكبر كمية ممكنة من الضوء وذلك بتكوين غطاء ارضي كامل من خلال استخدام الكثافة النباتية المثالية وتوزيعها لتشجيع تكون سريع للمساحة الورقية . الارض الجرداء لاتصطاد ولا تحول الطاقة الضوئية . يمثل دليل مساحة الاوراق

(LAI) النسبة بين مساحة الاوراق (سطح واحد فقط) ومساحة الارض التي يشغلها المحصول . يمكن حساب متوسطات قيم دليل المساحة الورقية من المعادلات في جدول (٨ ـ ٣)) .

ان دليل مساحة ورقية مساوي الى واحد الذي يمثل وحدة واحدة لمساحة سطح الاوراق بوحدة سطح الارض . نظرياً يمكنها اعتراض جميع الضوء الساقط . الا ان هذا نادر الحدوث بسبب شكل الاوراق وسمكها (انتقال الضوء خلال الاوراق) زاوية الوزقة وتغايرات التوزيع العمودي . ان دليل مساحة ورقية بين ٣ ـ ٥ ضروري عادة لانتاج اعلى مادة جافة لاغلب المحاصيل المزروعة . وقد تتطلب محاصيل العلف مثل الحشائش ذات الاوراق العمودية دليل مساحة ورقية ٨ ـ ١٠ تحت الظروف الملائمة لاعتراض اعظم للضوء . يتطلب دلائل مساحة ورقية عالية عندما تكون المادة الجافة الكلية ليس الحاصل الاقتصادي . وفي حالة زراعة المحصول (مثل محاصيل العلف) فان زيادة نواتج التمثيل للنمو وادامة التنفس لانتاج البذور او الدرنات غير مطلوبة او مرغوبة .

وتكون غير مرغوبة كما في حالة وجود كميات كافية لانتاج البذور او الدرنات . ويختلف دليل مساحة الاوراق وتوزيعه الفعلي كثيراً بين الانواع (انظر الشكل ٨ ـ ١٣) . القيم المطلوبة للانتاج العالي تزداد بزيادة مستويات شدة الاشعة الشمسية .



شكل (٨ ـ ١٣) التغيرات الموسمية في دليل مساحة الاوراق في نباتات المحاصيل المزروعة في الحقل .

معدل نمو المحصول CROP GROWTH RATE

معدل نمو المحصول عبارة عن الزيادة الحاصلة في وزن مجتمع النباتات بوحدة مساحة الارض لوحدة الوقت . ويستعمل بصورة واسعة في تحليل نمو المحاصيل الحقلية . يمكن الرجوع الى جدول (٨ ــ ٣) لحساب متوسطات قيم معدل نمو المحصول $(\overline{CGR})$. ويعد حجم ٢٠ غم / م٢ / اليوم (٢٠٠ كغم / هكتار / اليوم) . كمتوسط لقيم معدل نمو المحصول مقبول لاغلب المحاصيل الحقلية . وخاصة نباتات ثلاثية الكاربون C_3 و ٣٠ غم / م٢ / اليوم (٣٠٠ كغم / هكتار / اليوم) للحبوب (٦ بوشل / ايكر / اليوم) للنباتات رباعية الكاربون C_4 مثل الذرة الصفراء . معدل نمو المحصول للحاصل الاقتصادي مثل الحبوب او الدرنات يكون مطلوب بنفس المعدلات السابقة او اكثر . وعند رسم الوزن الجاف الاقتصادي أو الكلي مع الزمن فان منحدر خط الانحدار لمرحلة الخط المستقيم linear phase (المنحدر = معدل نمو المحصول) يكون عادة متشابهة للاصناف ذات الانتاجية العالية . تنتج او تعطى النسبة بين معدل نمو المحصول للحاصل الاقتصادي ومعدل نمو المحصول للحاصل الكلي كمية مفيدة تسمى معامل التوزيع او دليل نمو التوزيع (Duncan et al. 1978) . يعبر معامل التوزيع للحصول عن كفاءة بتحويل نواتج التمثيل الى الحاصل الاقتصادي توزيع الاصناف الحديثة لفستق الحقل حوالي ٧٥ ٪ بينما توزع الاصناف القديمة ٤٠ ــ ٥٠ ٪ فقط (Duncan et al. 1978). ان حاصل الفستق من الاصناف الجديدة مثل 'Florunner' حوالي ضعف حاصل 'Dixie Runner' والاصناف القديمة الاخرى ذات كفاءة التوزيع المنخفضة .

مدة بقاء المساحة الورقية LEAF AREA DURATION

تشير مدة بقاء المساحة الورقية (LAD) الى مدى ثبات او بقاء مساحة الاوراق او الجزء العرضي للنبات خلال فترة نمو المحصول . تعكس مدة بقاء المساحة الورقية حجم اعتراض الضوء خلال الموسم وقد وجد انها ذات علاقة عالية مع الحاصل في الحنطة . ويتم حساب متوسط مدة بقاء المساحة الورقية $(\overline{LAD})$ من مساحة الاوراق من النباتات الفردية (جدول ٨ ــ ٣) . وفي المحاصيل الحقلية ان الرغبة الرئيسية هي العلاقة بين مساحة الاوراق ومساحة أو سطح الارض او دليل مساحة الاوراق LAI, ومتوسط مدة بقاء المساحة الورقية $\overline{LAD}$ يمكن ايضاً حسابها على هذا الاساس (جدول ٨ ــ ٣) .

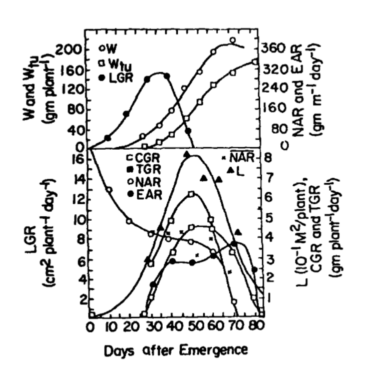
وعند رسم دليل المساحة الورقية مع الزمن تنتج دالة تشير الى قدرة او قابلية المحصول على التمثيل خلال الفترة المرغوبة (شكل ٨ ـ ١٢) . وجد Watson (1947) باستعمال اربعة محاصيل الشعير والبطاطا والحنطة والبنجر السكري ان متوسطات معدل صافي نواتج التمثيل NAR خلال فترات النمو السريع كانت متشابهة جداً الا ان معدلات مدة بقاء المساحة الورقية LAD للمحاصيل الاربعة قد اختلفت معنوياً (شكل ٨ ـ ١٣) .

مدة بقاء انتاج المادة الجافة BIOMASS DURATION

ان مدة بقاء انتاج المادة الجافة (BMD) (جدول ٨ ـ ٣) مشابهة الى مدة بقاء المساحة الورقية . اذا حسبت المساحة تحت منحنى الوقت لانتاج المادة الجافة (شكل ٨ ـ ١٢) يتم الحصول على قيمة بقاء المادة الجافة بالوقت . وقد تكون هذه الكمية اقل فائدة عندما يستخدم لوحدها في حساب ادامة فقد التنفس مع الوقت . وهي دالة للوزن الحي ودرجة الحرارة . هذه المقاييس المشتقة الاخرى يمكنها المساعدة على فهم افضل لاستجابة المحصول ويمكن ان تستعمل لتكوين او تعميم نماذج لاستجابات النبات للمقاييس او المعالم المقاسة . طبق McCollum (1978) تحليل النمو على بيانات من البطاطا النامية بمستويات مختلفة من الفسفور (شكل ٨ ـ ١٤) . وكانت منحنيات نمو النباتات المعطاة كميات كامنة من الفسفور سيكمونيد واظهرت اربعة مراحل ontogenetic قبل البزوغ .

١ ـ مرحلة النمو الخضري قبل تكوين الدرنات (من البزوغ الى ٢٨ يوم) .
٢ ـ ابتداء تكوين الدرنات وزيادة حجمها bulking, والنمو السريع للاوراق (٢٨ ـ ٥٠ يوم) .
٣ ـ الاستمرار بنمو الدرنات وفقد الاوراق .
٤ ـ موت الـ haulms (٥٠ ـ ٨٠ يوم) .

ان النباتات النامية بمستويات منخفضة من الفسفور لم تدخل المرحلة الثالثة ابداً . كونت النباتات النامية بمستويات منخفضة من الفسفور ٥٠ ٪ فقط من دليل المساحة . الورقية ، وكانت ذات CGR منخفض في مراحل النمو الاولى وذات NAR منخفض . مقارنة مع النباتات النامية بمستويات عالية من الفسفور (شكل ٨ ـ ١٤)



شكل (٨ ـ ١٤) الاتجاهات الموسمية لمعالم نمو البطاطا (٤٠,٠٠٠ نبات / هكتار تحت مستوى فسفور عالي ،(W) الوزن الجاف الكلي ، ،(W_{tu}) وزن الدرنات الجاف (CGR) ، معدل نمو المحصول (TGR) ، معدل نمو الدرنات ،(L) المساحة الورقية (LGR) معدل نمو الورقة (NAR) معدل صافي التمثيل .(EAR) معدل التمثيل الاقتصادي McCollum 1953,

الخلاصة

النمو والتكوين عمليات مستمرة تعطي النوع صفات مظهرة الخارجي. تتحكم العوامل الوراثية والبيئية بكلا العمليتين. وتعتمد درجة التأثير على صفة النبات المعينة. يمكن تعريف النمو بأنه انقسام وتوسع الخلايا. الا ان اكثر التعاريف استعمالاً هو الزيادة في المادة الجافة والتي تشمل على التميز. النمو هو نتيجة تفاعل العوامل الداخلية العديدة المؤثرة على النمو (تحت السيطرة الوراثية) مع عوامل المناخ والتربة والعناصر البايولوجية للبيئة. تؤدي معوقات عوامل النمو الى انخفاض النمو والتكوين وقد تم توضيح وشرح عدة نظريات متعلقة بتأثير الحد من عوامل النمو ابتداء مع Liebig في سنة ١٩٦٢.

المصادر

References

Baldovinos, G. 1953. In Growth and Differentiation in Plants, ed. W. E. Loomis. Ames: Iowa State College Press.
Blackman, F. F. 1905. Ann. Bot. 19:281–95.
Blackman, G. E., and G. L. Wilson. 1951. Ann. Bot. n.s. 15:373–409.
Blackman, V. H. 1919. Ann. Bot. 33:353–60.
Briggs, G. E., F. Kidd, and C. West. 1920. Ann. Appl. Biol. 7:103–23.
Daynard, T. B., J. W. Tanner, and D. J. Hume. 1969. Crop Sci. 9:831–34.
Donald, C. M., and J. Hamblin. 1976. Adv. Agron. 28:361–405.
Duncan, W. G. 1981. Personal communication.
Duncan, W. G., D. E. McCloud, R. L. McGraw, and K. J. Boote. 1978. Crop Sci. 18:1015–20.
Escalada, J. A., and D. Smith. 1972. Crop Sci. 12:745–49.
Evans, C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
Fisher, R. A. 1920. Ann. Appl. Biol. 7:367–72.
Gaastra, P. 1963. In Environmental Control of Plant Growth, ed. L. T. Evans. New York: Academic Press.
Grime, J. P., and R. Hunt. 1975. J. Ecol. 63:393–422.
Hammond, D. 1941. Am. J. Bot. 28:124–38.
Hicks, F. J., and G. R. Peterson. 1978. Calif. Agric. 32:8–9.
Hunt, R. 1978. Plant Growth Analysis. London: Edward Arnold.
Janick, J. 1963. Horticultural Science. San Francisco: W. H. Freeman.
Jarvis, P. G., and M. J. Jarvis. 1964. Physiol. Plant 17:654–66.
Loomis, W. E. 1953. Growth and Differentiation in Plants. Ames: Iowa State College Press.
Macy, P. 1936. Plant Physiol. 11:749–64.
McCollum, R. E. 1978. Agron. J. 70:58–67.
Mitscherlich, E. A. 1909. Jahrb. Landwirtsch. Schweiz 38:537–52.
Murata, Y. 1969. In Physiological Aspects of Crop Yield, ed. J. D. Eastin et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy.
Radford, P. J. 1967. Crop Sci. 7:171–75.
Sepaskhah, A. R. 1977. Agron. J. 69:783–85.
Stoy, V. 1969. In Physiological Aspects of Crop Yield, ed. J. D. Eastin et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy.
von Liebig, J. 1862. Die Chemie in ihre Anwendung auf Agrikultur und Physiologie. Braunschweig.
Watson, D. J. 1947. Ann. Bot. n.s. 11:41–76.
______. 1952. Adv. Agron. 4:101–45.
Willcox, O. W. 1937. ABC of Agrobiology. New York: Norton.



البذور والانبات
Seeds and Germination

كانت البذور دوماً حيوية لبقاء الانسان ، حيث جمع الانسان القديم البذور وحفظها للغذاء والتكاثر . ويمكن ربط ظهور الحظارات القديمة بانتاج محاصيل الحبوب . الحنطة والشعير في منطقة البحر الابيض المتوسط ، والرز في جنوب شرق آسيا ، والذرة الصفراء في امريكا الجنوبية والشمالية .

كان الرومان يقدسون سيريز Ceres, آلة الحبوب ، هذا وقد لعبت الذرة الصفراء دوراً رئيسياً في الطقوس الدينية في امريكا القديمة . وتعد البذور الان مصدراً رئيسياً للغذاء والشراب والكثير من العقاقير .

وتعد البذور الجزء الحي الذي يربط الابناء بالاباء والوسائل الرئيسية لانتشار النباتات . واحياناً يجب ان تقاوم البذور ظروف بيئية قاسية جداً (الانجماد ، الحريق ، الفيضان ، هظم الحيوانات) للمحافظة على البقاء ، وتبقى البذور الى حين توفر الظروف الملائمة للانبات والنمو .

تعرف البذرة حيوياً بانها بويض مخصب ناضج ، اما زراعياً فان التعريف يكون اكثر شمولاً . ففي الكثير من الانواع ومنها العائلة النجيلية تعرف بانها ثمرة ذات بويض واحد جافة وغير منفصلة *nondehiscent* (غير منفصلة عن جدار الثمرة) وفي بعض الانواع الاخرى البذرة عبارة عن ثمرة ذات بذرتين جافة وغير منفصلة . وفي البنجر السكري تكون البذور ثمار جافة مجمعة لكل منها بويض منفرد (بذرة مستديرة) . وتوجد اختلافات كبيرة في البذور بين ألالف الانواع المزرعة والبرية ، فيزياوياً (الحجم والشكل واللون) وكيمو حيوياً وفسيولوجياً .

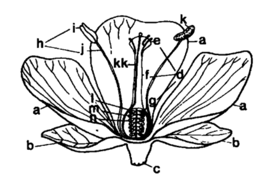
تكوين البذرة Seed Development

تنشأ البذور بانقسام الخلايا الذكرية *microsporogenesis* وانقسام الخلايا الانثوية *megagametogenesis,* تكوين حبوب اللقاح (male gametophytes) والكليس الجنيني **(femal gametophyte)** على التوالي (شكل ٩ ـ ١) . تتكون الخلايا الامية الذكرية في المتك والخلايا الامية الانثوية في الكيس الجنيني والتي تحصل فيها انقسامات اخرى . الاول بالانقسام الاختزالي **mitosis** مكوناً خلايا جنسية احادية الكروموسومات haploid(n) ومن ثم بالتكاثر الاعتيادي meiosis, . لمضاعفة عدد الكروموسومات وفي النهاية تتكون خلايا او حبوب لقاح مع نواتين والكيس الجينيني بنواتين . ومن ثم تنقسم النواة في خلايا الكيس الجنيني لتكوين خلية البيضة egg cell ونواة والتي بدورها تنقسم مرة أخرى لتكوين النوى القطبية polar nuclei للبويض .

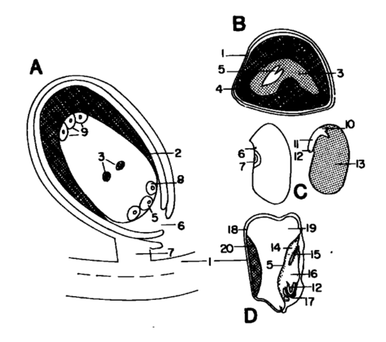
وعند الاخصاب تتحدد احدى النواتين الذكريتين مع خلية البيضة في الكيس الجنيني لتكوين الجنين . وبذا يتم تكوين خلايا حاوية على العدد الاعتيادي للكروموسومات .(2N) . وتتحد النواة الاخرى مع النواة القطبية لتكوين السويداء الاندوسيرم) .(3N) .

تكون السويداء في نباتات ذوات الفلقة الواحدة مميزة وهي الوحدة الرئيسية لتركيب البذرة (شكل ٩ ـ ٢) . وتتكون بذور نباتات الفلقتين من خلايا برنكيمية غير متميزة موجودة (موضوعة) في خلايا غنية بالبروتين ومحاطة بطبقة خارجيه رقيقة من الخلايا الحية تسمى الاليرون *aleurone* . ويبين شكل (٩ ـ ٣) رسم تفصيلي للوحدات التركيبية لبذور الحبوب (البرة) *caryopsis* .

في ذوات الفلقتين تمتص السويداء جزيئاً أو كلياً بوساطة الجنين وخاصة بالفلقتين *cotyledons,* او اوراق البذرة . ويتكون غلاف البذرة *testa* من اغشية المبيض الخارجية والتي هي انسجة امية . والسرة *hilum* عبارة عن اثر الحبل السري *funicular* (اوعية الاتصال) . وهذه تساعد على مرور الماء والاوكسجين المذاب الضروري للانبات وفي كلا الاتجاهين . يدخل الماء والغازات الذائبة من خلال فتحة النقير *micropyle* وهو الاثر المجهري الناتج من دخول انبوب اللقاح الى الاغشية . واحياناً تكون السرة مجهزة بسداد للسماح بفقد الماء وليس امتصاصه **(Leopold and Kriedemann 1975)**.



شكل (٩ ـ ١) يبين زهرة نموذجية . (a) الاوراق التويجية . (b) الاوراق الكاسية . ((c)) التخت . (d) المدقة . (e) الميسم . (f) القلم . (g) المبيض . (h) السداة . (i) المتك . (j) الخويط . (k) حبوب اللقاح . (kk) انبوب اللقاح . (l) نواة كميتيه . (m) خلية البيضة . (n) البويض .



شكل (٩ ـ ٢) A بويض نموذجي . B بذرة البنجر . (C) بذرة الفاصولياء . D حبة الذرة الصفراء . تتكون كل بذرة من جنين وسويداء وغلاف البذرة والتي تتكون من البيضة والنوى القطبية والاغشية . على التوالي . التراكيب الثمرية . (١) غلاف الثمرة (٢) غلاف البذرة . (٣) النوى القطبية (٤) الجويزاء . (٥) البيضة او الجنين . (٦) فتحة الكيس الجنينـي او النقير . (٧) الحبل السري او السرة . (٨) الخلية المساعدة . (٩) خلية سميته . (١٠) ورقة حقيقية . (١١) السويقة الجنينية العليا . (١٢) الجذير . (١٣) الفلقتان . (١٤) القطمة . (١٥) غمد الرويشة . (١٦) السلامية الاولى او السويقة الجنينية الوسطى . (١٧) غمد الجذير . (١٨) طبقة الاليدون . (١٩) سويداء تشويه) . (٢٠) سويداء .

تتكون البذرة الناضجة من اربعة اجزاء مهمة فسيولوجياً وبيئاً للبقاء وهي ، (١) غلاف البذرة ، وهو غلاف للحماية ، (٢) الجنين ، عبارة عن نبات جنيني او النبات البوغي (السبوري) sporophyte (٣) غذاء وعناصر احتياطية مخزونة لتغذية النبات لحين واعتماده على نفسه . (٤) انزيمات وهورمونات ضرورية لهظم الغذاء الاحتياطي وتمثيل انسجة جديدة في البادرات خلال الانبات . كما وتوفر هذه الصفات (الاجزاء) للبذرة ايضاً أليات حماية لتحمل الظروف البيئية القاسية عندما تكون في حالة سكون *quiescent* (راحة في حال جفاف) . وعندما تكون البذرة الساكنة غير فعالة لكنها حية وهي تبقى على هذه الحالة لحين توفر الظروف المناسبة للانبات . وقد يكون المحتوى الرطوبي ومعدل العمليات الايضية للبذور خلال مرحلة السكون عُشراً (١ / ١٠) او اقل مما في انسجة النبات .

التطور (تكون) ONTOGENY

وجد بأن الوزن الجاف لبذرة الحنطة الممثلة لمحاصيل الحبوب في فترة ثمانية الى عشرة الايام الاولى يتكون اساساً من غلاف البذرة (القصيرة *testa*) او جدار البويض ovule wall, والغلاف الثمري *pericarp* او جدار المبيض (ovary wall) وجنين صغير (شكل ٩ ـ ٤) Jennings and Morton (1963) . ويزداد الوزن الجاف خلال الاسبوعين القادمين زيادة خطية بسبب التراكم السريع لنشاء الاندوسيرم . وفي نهاية فترة امتلاء البذور تصل المادة الجافة حالة ثابتة (النضج الفسيولوجي (*physiological maturity*) ، حيث تصبح الزيادة في النمو في حالة توازن مع زيادة النقص بسبب العمليات الايضية . وتختلف فترة نمو البذرة للنباتات المحاصيل من حوالي ٢٠ ـ ٤٠ يوم اعتماداً على التركيب الوراثي والبيئة وخاصة درجة الحرارة .

الجنين

يتكون الجنين من محور الجنين *embryo axis* والسويقة الجنينة السفلى *hypocotyl* (جزء من محور الجنين يقع مباشرةً تحت عقدة الفلق) وفلقة واحدة او فلقتين في احدى النهايتين . والجذير radicle في النهاية الاخرى (شكل ٩ ـ ٢) . تمتص الفلقتين السويداء في البذور البقولية وتشمل على ٩٠ ٪ او اكثر من الوزن الكلي للبذرة . وتحوي بذرة العائلة النجيلية على فلقة واحدة صغيرة تسمى

(*scutellum*) والتي وضيفتها أثناء الانبات امتصاص المواد المتحللة من. السويداء المنفصلة اكثر من عملها في خزن المواد . ماعدى خزن الزيت . هذا وان طبيعة الخزن في بذور بعض انواع ذوات الفلقتين يكون في كل من الفلق والسويداء .

تراكيب خزن الغذاء FOOD STORAGE STRUCTURES

تختلف الانواع بالتركيب الاساسي للغذاء والمعادن المخزونة (جدول ٩ ـ ١) . وقد قسم Bewley and Black سنة ١٩٧٨ البذور حسب تركيب خزن الغذاء الى ثلاثة اقسام ،

١ ـ السويداء (الاندوسيرم) (بذور العائلة النجيلية . الخروع . الطماطة و الـ buckwheat) .
٢ ـ الجنين (بذور العائلة البقولية والخس) .
٣ ـ perisperm من الجويزاء nucellus (البنجر والـ yucca والقهوة) .

ويمكن ان يكون اي من التراكيب الثلاثة السابقة التركيب الرئيسي للبذرة . الا انه لايكون شاملاً كتركيب خزن للبذرة . على سبيل المثال تخزن الكاربوهيدرات والبروتين اساساً في الاندروسبرم والزيت في الجنين في بذور الذرة الصفراء .

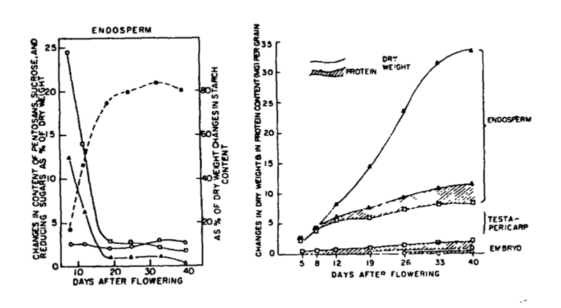
الاليرون طبقة خارجية الاندوسبرم كثيفة وحية وغنية بالبروتين (شكل ٩ ـ ٣) . وان الاهمية الكيمياوية والفسيولوجية للاليرون تفوق اهميتها في الخزن .



شكل (٩ ـ ٣) الشكل الظاهري لبذرة الحنطة

البذور الفريدة (الغريبة UNIQUE SEEDS

لاتنتج اعضاء العائلة النجيلية وبعض اعضاء العائلة البقولية بذوراً حقيقية ففي العائلة النجيلية تنضج ثمرة ذات بويض واحد وتجف بدون ان تنفصل لتكون ثمرة جافة (بره caryopsis) او بذرة . ويتحد غلاف الثمرة pericarp والقصرة testa (جدار المبيض) لتكوين غلاف البذرة seed coat (شكل ٩ ـ ٣) . اما في بذورعباد الشمس وال dock وال dandelion فلايتحد غلاف الثمرة مع القصرة . لذا فان البذرة تكون ثمرة جافة غير منفصلة تسمى فقيرة (*achene*). ويكون اتصال البويض الناضج او البذرة الحقيقية رخواً بغلاف الثمرة لذلك تنفصل بسهولة كما هو واضحاً بطيور اكله البذور. وتسمى بذور الخس والحسك بال cocklebur (*schizocarp*) وهي ثمرة جافة غير منفصلة وذات بويضيين ناضجيين . اما البذور المسماة (*seed ball*) في البنجر فهي جافة مجمعة للثمار المنتجة بغلاف الثمرة لازهار فردية متحدة عند قاعدتها وتحوى الاصناف الحديثة على بذرة واحدة (*monogerm*) مشابهة للثمرة الجافة الفقيرة achene .



شكل (٩ ـ ٤) (يسار) التغيرات الحاصلة في اندوسبرم حبة الحنطة بعد التزهير (●) البنتاسانس . (□) السكروز . (△) السكريات المختزلة . (O) النشاء . كنسبة مئوية من الوزن الجاف وكنسبة مئوية من النشاء . (يمين) التغيرات في الوزن الجاف والاندوسبرم والبروتين خلال نضج بذرة الحنطة (Jennings and Morton 1963)

وتنتج بعض الانواع وخاصة الحشائش والحمضيات بذوراً لاجنسية asexually او بدون اخصاب بعملية تسمى التكاثر الفوري (apomixis من انسجة امية تحوى ضعف العدد الكروموسومي diploid . ان البذور التي تنتج بطريقة التكاثر العذري تنتج خضرياً وبالتالي فهي تربية حقيقية كالتكاثر الخضري من اجزاء الجذر او الساق . ويتم انتاج بذور العديد من اصناف حشيش كنتاكي الازرق (*Poa pratensis*) بهذه الطريقة .

التركيب الكيمياوي للبذور Chemical Composition

تعد البذور مهمة كغذاء للانسان والحيوان ومادة اولية في منتجات عديدة اضافة الى اهميتها في تكاثر الانواع . تُخزن البذور البروتينات والاحماض الامينية ومواد اخرى تختلف كثيراً عن تركيب الانسجة الخضراء . على سبيل المثال تكون البذور غنية في احتوائها من الزيوت بينما يكون محتوى الاجزاء الخضرية قليل .

ويمكن تصنيف البذور الى بذور كاربوهيدراتية او زينية اعتماداً على المادة الغذائية الرئيسية المخزونة فيها . ويمكن ان تكون البذور غنية في احتوائها من البروتين سواء كانت كاربوهيدراتية ام زيتية (جدول ٩ ـ ١) .

تعتبر المكونات الكيمياوية للبذور من اهداف مربي النبات الرئيسية وقد لاحظ Dudley and Lambert سنة ١٩٦٩ تغيير في المحتوى الكيمياوي لحبوب الذرة الصفراء بعد ٦٥ جيلاً . حيث كان محتوى الزيت والبروتين عند بدء الانتخاب في الدورة الاولى ٤.٧٧ و ١٠.٩ ٪ على التوالي . وبعد ٦٥ جيلاً اصبحت نسبة الزيت تتراوح من ١.٠ الى ١٥.٢ ٪ لسلالات ذات محتوى منخفض ومرتفع من الزيت . اما البروتين فقد تراوح بين ٤.٩٦ الى ١٩.٥٧ ٪ لسلالات ذات محتوى منخفض ومرتفع من البروتين . وعادة تتحد المكونات الكيمياوية للبذور وراثياً الا ان للظروف البيئية تاثيراً عليها كالري والتسميد والعمليات الزراعية الاخرى .

جدول (٩ ـ ١) نوع الغذاء المخزون وتراكيب الخزن الرئيسية في بذور بعض المحاصيل

معدل مكونات البذور (٪ من الوزن الجاف)

النوع	البروتين	الزيت	مستخلص النتروجين الحر* (المكون الرئيسي)	الخزن الرئيسي
الذرة الصفراء	١١	٥	٧٥ (نشاء)	السويداء
الذرة السكرية	١٢	٩	٧٠ (نشاء)	السويداء
الشوفان	١٣	٨	٦٦ (نشاء)	السويداء
الحنطة	١٢	٢	٧٥ (نشاء)	السويداء
الشيلم	١٢	٢	٧٦ (نشاء)	السويداء
الشعير	١٢	٣	٧٦ (نشاء)	السويداء
الباقلاء	٢٣	١	٥٦ (نشاء)	الفلق
الكتان	٢٤	٣٦	٢٤ (نشاء)	الفلق
البازلاء	٢٤	٦	٥٦ (نشاء)	الفلق
بازلاء الزينة	٢٥	٦	٥٢ (نشاء)	الفلق
فستق الحقل	٣١	٤٨	١٢ (نشاء)	الفلق
فول الصويا	٣٧	١٧	٢٦ (نشاء)	الفلق
القطن	٣٩	٣٣	١٥	الفلق
السلجم	٢١	٤٨	١٩ (نشاء)	الفلق
الرقي	٣٨	٤٨	٥	الفلق
الجوز البرازيلي	١٨	٦٨	٦	الجذير ، السويقة الجنينية العليا
نخيل الزيت	٩	٤٩	٢٨	السويداء
جوز	٥	١	٧٩ (الكلاتويانون)	السويداء
نخلة التمر	٦	٩	٥٨ (الكلاتومانون)	السويداء
الخروع	١٨	٦٤	ضئيل	السويداء
الصنوبر	٣٥	٤٨	٦	

المصدر Bewley and Black, 1978

* يحوي مستخلص النتروجين الحر على المادة التي هي ليست بروتين او زيت او الياف (من ضمنها السيليلوز) او الرماد (العناصر معدنية). لذا فان النشاء والسكريات الحرة والديكسترين هي المكونات الاعتيادية .

جدول (٩ ـ ٢) المكونات الكيمياوية لبذور فول الصويا

مكونات الاحماض الامينية لبروتين فول الصويا*			
الاحماض الامينية الاساسية	الكلسية	الاحماض الامينية غير الاساسية	الكلسية
اللايسين	٦,٩	أرجينين	٨,٤
الميثايونين	١,٦	هستيرين	٢,٦
السيستين	١,٦	تايروسين	٣,٩
التربتوفين	١,٣	سيرين	٥,٦
الثريونين	٤,٣	حامض الكلوتاميك	٢١,٠
ايسوليوسين	٥,١	حامض الاسبيرتيك	١٢,٠
ليوسين	٧,٧	الكلايسين	٤,٥
فينلثليدنين	٥,٠	الينين	٤,٥
ڤالين	٥,٤	البرولين	٦,٣
		الامونيا	٢,١

* غم حامض اميني لكل ١٦ غم نتروجين .

اجزاء الطرد فوق المركزي لبروتين فول الصويا الذائب بالماء .

الجزء	النسبة في المجموع	المكونات	الوزن الجزيئي
٢ S	٢٢	مثبطات التربسين	٨٠٠٠ ـ ٢١٥٠٠
		سايتوكروم ٢	١٢٠٠٠
٧ S	٢٧	Hemagglutinins	١١٠ ٠٠٠
		Lipoxygenases	١٠٢٠٠
		اميليز ـ بيتا	٦١٧٠٠
		٧ S كلوبيولين	٢١٠ ٠٠٠ ـ ١٨٠ ٠٠
١١ S	٢١	١١ S كلوبيولين	٣٥٠ ٠٠٠
١٥ S	١١		٦٠٠ ٠٠٠

مكونات الاحماض الدهنية لزيت فول الصويا

الحامض الدهني	النسبة المئوية
مايرستيك	٠,١
باليمتيك	١١,٠
باليمتوليك	٠,١
ستيرك	٤,٠
اوليك	٣٣,٤
لينوليك	٥٣,٢
لينولينك	٧,٨
ارجيديك	٠,٣
بيهينيك	٠,١

الكاربوهيدرات CARBOHYDRATES

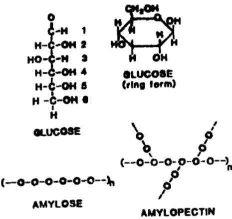
تعد الكاربوهيدرات والليبدات احتياط الطاقة الرئيسي في البذور لاغلب النباتات المزروعة والبرية .(Bewley and Black 1978) .

تخزن بذور محاصيل الحبوب والمحاصيل البقولية البذرية pulse النشأ (الكاربوهيدرات) . كما أن بذور المحاصيل البقولية البذرية غنية بالبروتين. ان العديد من الانواع (مثل بذور فول الصويا وفستق الحقل وعباد الشمس والسلجم والقطن) ذات محتوى عالي من الزيت والبروتين وقد تحوي بذور بعض الانواع كميات مهمة من السكريات البسيطة

النشاء .Starch

يعتبر النشأ المخزون اكثر انواع الكاربوهيدرات او السكريات العديدة polysaccharide, شيوعاً في البذور ويتكون النشاء من نوعان هما الاميلوز *amylose* والاميلوبكتين *amylopectin,* وكلاهما يتكون من بلمرات polymers ذات سلسلة طويلة من جزيئات الكلوكوز متصلة برابطة الفا ١ ـ ٤ ($\alpha_1 - 4$) .

ويتكون الاميلوز من سلسلة طويلة من ٢٠٠ ـ ٤٠٠ جزيئة من الكلوكوز (شكل ٩ ـ ٥) . اما الاميلوبكتين فيتكون من سلاسل جانبية من الكلوكوز ترتبط بروابط بيتا ١ ـ ٦ , β,1-6 بالسلسلة الرئيسية . وقد يحوي الاميلوبكتين على اكثر من الف وحدة كلوكوز وبالتالي فهو ذو وزن جزئي عالي وخواص كيمياوية وفيزياوية تختلف عن الاميلوز . وفي اختبار اليود للنشأ يتلون الاميلوبكتين باللون الاحمر والاميلوز باللون الازرق .



شكل (٩ ـ ٥) سكر الكلوكوز ، سلسلة كلوكوز مستقيمة شكل حلقة الكلوكوز والاميلوز والاميلوبكتين . يحوي نشاء الذرة الصفراء على ٢٥ ٪ اميلوز و ٧٥ ٪ اميلوبكتين .

ان الاميلوبكتين اكثر لزوجة عند ترطيبه . ان الناتج المطبوخ من نشاء الذرة الصفراء الشمعي ، اميلوبكتين ,(tapioca) يكون اكثر جيلاتينياً مما جعله مرغوباً للاستخدام في بعض الاغذية .

يهظم الاميلوز ١٠٠ ٪ بانزيم ,α-amylase اما الاميلوبكتين فيهظم بمقدار ٥٠ ٪ منه . ويعد الاميلوبكتين اكثر النوعين شيوعاً في البذور . وتحوي اصناف الذرة الصفراء الاعتيادية على مايقارب ٧٢ ٪ اميلوبكتين و ٢٨ ٪ اميلوز . هذا وقد استنبطت اصناف ذرة الصفراء تحوي على ١٠٠ ٪ اميلوبكتين (بذور شمعية) او ١٠٠ ٪ اميلوز (بذور نشوية) وهي متوفرة تجارياً . تحوي بذور الذرة الصفراء السكرية على سويداء نشوية ذات محتوى عالي من السكر .

ينتج من تحلل نشا الكليكوسان glucosan الكلوكوز *glucose* (سكر احادي) والمالتوز *maltose* (سكر ثنائي) وكلاهما يذوب بالماء ويتحول بسهولة الى سكروز sucrose للانتقال الى مرستيمات الجذور والسيقان .

الانيولين ***Inulin,*** جزيء نشأ صغير نسبياً ويتكون من جزيئات سكر الفركتوز fructose ويعد الغذاء الرئيسي الاحتياطي في بذور الشعير وبذور بعض حشائش

المناطق المعتدلة . الفركتوسان Fructosan يذوب جزئياً بالماء بينما نشاء الكلوكوز غير قابل للذوبان بالماء .

السكريات العديدة الاخرى Other Polysaccharides.

البنتوزانات *Pentosans,* بلمرات سكر من خمس ذرات كاربون وعادة تتواجد على او في اغلفة بعض البذور . تمتص البنتوزانات الماء بقوة وهي صفة تاقلم تساعد على الانتشار .

وتكون بذور بعض البقوليات غنية بالمانانازات*mannans,* وهي بلمرات طويلة السلسلة لسكر المانوز man-nose تحوي بذور الجت و honey locust على الـ *galactomannan,* والذي يحوي على الـmannans وسلسلة جانبية من سكر الـ galactose (ستة ذرات كاربون) . وقد وجد الكلوكوز والارابينوز arabinose كسلاسل جانبية في المانونازات .

وبالرغم من ان الهيميسيللوز غير معرف جيداً من الناحية الكيمياوية فهو غذاء احتياطي مهم في البذور .(Bewley and Black 1978) وتصنف المانانازات والزيلانات ,xylans والكالاكتونات calactons (بلمرات السكريات البسيطة للمانونز والزيلان والكالكتوز على التوالي) بانها هيميسيليلوزات . تحوي بذور الـكوار (*Cyanopsis tetragonolobus*) على ٢٠٠ ٪ كالكتومانات galactomannan الذي يستخدم في مستحضرات العقاقير الطبية وهو الاساس الصناعي لتجارة هذا المحصول .

ان الصموغ *mucilages* عائلة معقدة للكاربوهيدرات تتكون اساساً من polyuromides و .galactomides وهي تعمل كغذاء احتياطي ، كما انها تعمل ايضا على تغطية غلاف البذرة وتصبح لاصقة عند ترطيبها وتساعد صفة الالتصاق هذه على انتشار البذور بوساطة الحيوانات . وتستخدم صفة الصمغ هذه في اعداد البذور لازالة بعض بذور الادغال من بذور البقوليات الصغيرة : على سبيل المثال . تزال بذور buckhorn plantain (*Plantago lan- ceolata*) من بذور الجت حيث تصبح بذور الدغل لاصقة عند ترطيبها بالماء وتلتصق على الاسطوانة المخملية ,velvet roller بينما تمر بذور الجت دون التصاق .

البكتينات Pectins بلمرات ذات سلسلة طويلة لحامض الكالاكتورونك galacturonic acid, وهي تربط بين جدران خلايا الصفيحة الوسطى (*middle lamella*) في البذور وتتكون البكتينات اساسا من حامض البكتيك pectic acid والبروبكتين propectin واملاح الكالسيوم والمغنيسيوم .

ومن الكاربوهيدرات الاخرى الموجودة عادة في البذور الـ stachyose (سكر رباعي (a tetrasac- charide), والـــ raffinose (سكر ثلاثي (a trisaccharide), والسكروز (سكر ثنائي) والسكريات المختزلة مثل الكلوكوز (سكر احادي) . ويتراكم السكر في المحاصيل السكرية في الجذور او السيقان وليس في البذور . وتحوي بذور فول الصويا على كميات لاباس بها من السكريات المختزلة (سكريات احادية) (Smith and Circle 1972; Orthoefer 1978).

الليبدات LIPIDS

تعرف الليبدات بانها مركبات تذوب بالايثر والبنزين والكلوروفورم الا انها لاتذوب بالماء (Bloor 1928) . يشمل تعبير الليبدات على الدهون fats والزيوت oils; تكون الزيوت سائلة بدرجة الحرارة الاعتيادية بينما تكون الدهون صلبة . وتعد الزيوت مركب الطاقة الرئيسي المخزون في عدد من الانواع وغالباً ما يتواجد في البذور النشوية لحد ما .

وبشكل عام ان الليبدات استرات esters لكحول الكليسرول *glycerol* (ثلاثة ذرات هيدروجين) وثلاث احماض دهنية .

$$
\begin{array}{l}
H_2\text{–}C\text{–}O\text{–}R_1 \\
\quad\;| \\
\;H\text{–}C\text{–}O\text{–}R_2 \\
\quad\;| \\
H_2\text{–}C\text{–}O\text{–}R_3
\end{array}
$$

حيث ان R_1, R_2, and R_3 احماض دهنية .

تحدد درجة عدم التشبع (مثل نسبة الاواصر الفردية الى الاواصر الزوجية بين ذرات الكاربون) وعدد ذرات الكاربون نوع وصفات الاحماض الدهنية .

وتعد احماض الاوليك واللينوليك واللينولينك *linolenic* والتي تتكون من ١٨ ذرة كاربون فيها اواصر مزدوجة في ذرات الكاربون رقم ١ ، ٢ ، ٣ على التوالي وهي الاحماض الدهنية الاساسية في البذور الزيتية . ويعتمد الحامض السائد على

النوع النباتي (جدول ٩ ــ ٣) حيث ان حامض الينوليك هو الحامض الدهني السائد في بذور فول الصويا على سبيل المثال . تزرع بعض المحاصيل بسبب صفات مكونات الاحماض الدهنية في البذور . فمثلا يزرع الـ **crambe** للحصول على حامض الايروسك **erucic** الخروع للحصول على حامض اليسكيورويلك **lesquerolic** (جدول ٩ ــ ٣) .

جدول (٩ ــ ٣) الاحماض الشمعية في بذور نباتات المحاصيل

الحامض الشمعي		اصرة الكاربون غير المشبعة	النبات
الكاربليك	Caprilic	$C_7:0$	
الكاربرك	Capric	$C_9:0$	—
اللوريك	Lauric	$C_{12}:0$	جوز الهند ، نخيل الزيت
البالمينك	Palmitic	$C_{16}:0$	القطن
الستيرك	Stearic	$C_{18}:0$	Hubbard squash
الوليك	Oleic	$C_{18}:1$	—
اللينوليك	Linoleic	$C_{18}:2$	فول الصويا
اللينولينك	Linolenic	$C_{18}:3$	الكتان
اليروسيك	Erucic	$C_{22}:1$	السليم
الفيرنوليك	Vernolic	$C_{18}:1$ + 1 epoxy group –c–c–c–c– (epoxide O bridging the 2nd and 3rd c)	Vernonia
الليسكيوروليك	Lesquerolic	$C_{18}:2$ + 1 hydroxy group –c–c–c– (OH on the middle c)	الخروع

يبدو ان البذور المنتجة لاجل احتوائها العالي من الزيت تحوي ايضاً على نسبة عالية من البروتين . هذا وان القيام بالانتخاب لاجل تحقيق هدف معين يؤدي الى تحقيق هدفاً أخر .

يستخلص زيت النخيل من الثمار اللحمية لاشجار النخيل بدلاً من البذور وفي صناعة زيت النخيل لاتنتج منهاكسبة عالية بالبروتين كناتج ثانوي كما هو الحال في فول الصويا . ان حاصل الزيت من فول الصويا اقل بكثير من حاصل زيت النخيل على اساس وحدة المساحة . الا ان فول الصويا قد حافظ على موقع منافسة قوية في السوق بسبب اهمية وقيمة الكسبة الناتج بعد استخراج الزيت .

الشموع *Waxes,* استرات لاحماض شمعية وكحول يحيوي على ذرة هيدروجين واحدة monohydric تتواجد بشكل خاص في اغلفة البذور وهي صلبة بدرجة حرارة الغرفة .

الليبدات المفسفرة **phospholipids** مهمة في ايض الاغشية والخزن وتعمل كاحتياط للطاقة والفسفور لنمو البادرات . والليبدات المفسفرة استرات لاحماض دهنية وكحول . وعلاوة على ذلك فهي تحوي على مجموعة فوسفات ونايتروجين وجولين choline (شكل ٩ ــ ٦) . والليبيثين Lecithin من الليبدات المفسفرة الشائعة الانتشار في الطبيعة ومهم جداً في الاستخدامات التجارية . ليسيثين فول الصويا تعبير يستخدم في الصناعة يشمل على خليط من ثلاثة ليبدات مفسفرة هي الليسيثين والسيفالين cephalin والفايتين phytin (Smith and Circle 1972). ويعتبر السيفالين مهم في بذور فول الصويا وبعض البذور الزيتية. ان الاحماض الشمعية الرئيسية لليسيثين والسيفالين هي الينولك والوليك والبالميتك palmitic والهكساديكانول hexadecanoic .

```
CH2 -O - OC - FATTY ACID      حامض دهني
|
CH  -O - OC - FATTY ACID      حامض دهني
|
|        O
|        |
CH2 -O - P - CH2 - CH2 -N+(CH3)3
         |
         OH      جولين
```

تتحلل الليبدات الى مكوناتها الاحماض الشمعية والكريسول. وتنتقل هذه المركبات الايضية بسهولة الى محور الجنين حيث تتاكسد خلال دورة كربس Krebs cycle او خلال مسار دورة فوسفات البنتوز pentose وتستخدم القلويات القوية لتحلل الدهون بعملية تسمى التصوبن *saponification.* وتتحول الزيوت الى دهون تجارياً بتشبع الاواصر المزدوجة للاحماض الدهنية بالهيدروجين وتسمى هذه العملية *hydrogenation.* .

```
CH2 -O - OC - FATTY ACID
|                          (HYDROPHOBIC)
CH  -O - OC - FATTY ACID
|
|        O
|        |
CH2 -O - P - CH2 - CH2 -N+(CH3)3  (HYDROPHILIC)
         |
         OH       CHOLINE
```

شكل (٩ ــ ٦) ليبدات الليسائيين المفسفرة

البروتينات Proteins

البروتينات احتياطي النايتروجين في البذور لنمو البادرات وهي بلمرات للاحماض الامينية amino acids تتصل مع بعضها باواصر البيبتايد peptide bonds (شكل ٩ ـ ٧) ويوجد في الطبيعة عشرون حامضاً امينياً يتكون منها البروتين . وقد يترتب قسماً منها او جميعها مع تغيير في التكرار لتكوين جزيئات البروتينات المختلفة لـذا فـان جزيئات البروتين تكون كبيرة جدا ومعقدة وذات وزن جزيئي عالي (٤٠,٠٠٠ او اكثر) . وتختلف كيمياوياً الى ما يقارب اللانهاية . ينظم ترتيب الاحماض الامينية في النظام البايولوجي بالبتوكليتايدات العديدة polynucleotides RNA و DNA . ويـزداد تـعقيد الـبروتين بـاواصر الهيدروجين (H) وهو ارتباط عبور ضعيف بين ذرات الهيدروجين والاوكسجين في الجزئيات كذلك باواصر هيدروجين الكبريت sulfhydryl . وفسيولوجيا يعتبر البروتين نسيج الحياة في البذور والانسجة النباتية الحية الاخرى .

PEPTIDE BOND

شكل (٩ ـ ٧) اصرة بيتبا يد ، وهي اصرة ذات طاقة واطئة تكون بين الكاربون والنتروجين .

وكما ذكرنا مسبقاً بان الاحماض الامينية في بروتين البذور تختلف عن ماهو في الاوراق والانسجة الخضراء . وعادة ينقص بروتينات البذور أحد الاحماض الامينية الاساسية الثلاثة (المطلوبة او الضرورية في غذاء الحيوانات المجترة) وهي الليسين lysine, والتربتوفان tryptophan, والميثايونين methionine وذلك اعتماداً على نوع النبات والصنف لذلك فعند استخدام مصدر بروتيني واحد فان بروتين البذور يعتبر ذو قيمة غذائية وبايولوجية منخفضة لتغذية الحيوانات (ذات المعدة البسيطة) والانسان مقارنة بالبروتين الحيواني .

وقد قسم Osborne سنة ١٩٢٤ البروتين استناداً الى قابليته للذوبان وطريقة عزله الى مايلي :

١ ـ الالبيومينات *Albumins,* تذوب بالماء ذي الـ pH المعتدل او الحامض القليل . وتتخثر بالحرارة . وتعتبر الانزيمات وبياض البيض غنية بالالبيومين .

٢ ـ الكلوبيولينات *Globulins,* تذوب بالماء ومحاليل الاملاح ولاتتخثر بسهولة بالحرارة . وتعد بذور البقوليات غنية بالكلوبيولين (مثل الكلايسينين **glucinin** في فول الصويا)

٣ ـ الكلوتيلينات *Glutelins,* لاتذوب بالماء الا أنها تذوب بالمحاليل الملحية والحامضية والقاعدية القوية . وتعد حنطة الخبز غنية بالكلوتيلين . بروتين كلوتيني . يعطي الكلوتين القدرة لعجين الخبز على التمدد او الارتفاع .

٤ ـ البرولامينات *Prolamins,* تذوب في ٧٠ ـ ٩٠ ٪ كحول . ان حبوب المحاصيل الحبوبية غنية بالبرولامين (مثل بروتين الزين **zein** في بذرة الذرة الصفراء) بينما تعد البرولامينات احتياطي جيد للنايتروجين لنمو البادرات . فهي ذات نوعية منخفضة حيوياً وغذائياً للحيوانات ذات المعدة البسيطة

وبصورة عامة تعتبر محاصيل الحبوب ذات محتوى عالي من بروتينات البرولامين والكلوتيلين . هذا وان الشوفان يشذ عن هذه القاعدة حيث يحوي فيه البروتين على ٨٠ ٪ كلوبيولين .(Mayer and Poljakoff- Mayber 1963)

تختلف بذور المحاصيل البقولية البذرية عن محاصيل الحبوب . حيث تكون بذور النوع الاول غنية بالكلوبيولين والبيومين موضحاً بذلك نوعية غذائية افضل من النوع الثاني .

تشمل البرولامينات المهمة في محاصيل الحبوب على الزين **zein** في الذرة الصفراء والكليدين **gliadin** في الحنطة والهوردينين **hordenin** في الشعير ,(Bewley and Black 1978) . وتحوي بذور محاصيل الحبوب على بعض الكلوتيلينات المهمة مثل الـ **zecanin** في الذرة الصفراء والـ **glutenin** في الحنطة والهوردينين **hordenin** في الشعير والاورايزينين في الرز . ومن الكلوبيولينات المهمة الموجودة في بذور بعض البقوليات الكيومين **,legumin** والفازيلين **,vicilin** والكلايسينين **,glycinin** والفيجينين **,vignin** والاراجين **arachin** .

ولا تحوي برولامينات محاصيل الحبوب وخاصة الزيت على الليسينين والتربتوفان . لذا فان نوعية بذور الذرة الصفراء كمصدر وحيد للبروتين يعتبر منخفض وخاصة للحيوانات ذات المعدة البسيطة .

ويعود سبب عدم توازن الاحماض الامينية في بذور المحاصيل البقولية البذرية وفول الصويا خاصة الى نقص الميثايونين . تكمل بذور الذرة الصفراء وبذور فول الصويا احدهما الاخرى في العليقة مكونتاً مصدراً بروتينياً جيد التوازن في احتوائه على الليسين والميثايونين . ففي الانبات يتحلل البروتين الى احماض امينية تنتقل ويعاد تمثيلها في محاور الجنين الى بروتين متوازن في مكوناته من الاحماض الامينية . لذلك فان البذور النابتة sprouts تجهز بروتين ذي نوعية ممتازة وتستخدم بصورة واسعة في تغذية الانسان (مثل بذور الجت والفاصوليا الثابتة) .

يتواجد البروتين المخزون في البذور ايضاً كلكتينات *lectins,* وهي بروتينات سكرية glycoproteins (بلمرات بروتين سكري) . ان اكثر من ٨٠ ٪ من بروتين فول الصويا يكون على صورة ليكتين ؛(Daubert 1950)

المركبات الاخرى في البذور

يجب ان تحوي البذور على عناصر كافية لتجهيز البادرات حتى تصبح معتمدة على نفسها في صنع الغذاء ان مكونات البذور من العناصر المعدنية مشابهة الى ماهو في الانسجة النباتية الاخرى ماعدا المحتوى العالي من الفسفور وبعض العناصر المعدنية الاخرى بصورة عضوية (كلابية **chelate**) ويعد الفاتين **(phytate)** **phyrin** المصدر الرئيسي للفسفور كما انه يحوي على املاح عضوية معقدة للكالسيوم والمغنيسيوم والمنغنيز والبوتاسيوم (Copeland 1967) . وتتحرر هذه العناصر عند الانبات بانزيم الفايتيز *phytase.* بتركيز الفايتين في طبقة الاليرون في بذور العائلة النجيلية وفي الفلقتان في بذور ذوات الفلقتين . هذا وتختلف الانواع والاصناف في احتوائها على الفايتين .

ان القلويات Alkaloids مركبات نايتروجينية حلقية موجودة في البذور والاجزاء النباتية الخضراء الاخرى . وتسبب القوليات نكهة وروائح قوية وربما تكون سامة للنباتات والحيوانات الاخرى . ومن القلويات المعروفة جيداً النيكوتين والكافين والمورفين والسترايسينين ,strychnine والثيوبرومين theobromine (الشاي) . ويوجد الكرامين Gramine في الاجزاء الخضرية للحشائش العلفية مسببا خفض في الاستساغة مما يؤدي الى قلة استهلاك العلف وربما يكون مضراً الى صحة الحيوان (Martin and Heath 1973) . وتعمل قلويات البذور بصورة رئيسية

كمثبط للانبات . وقد يكون وجود القلويات نظائر كيمياوية في بيئة النبات الطبيعية . ومن المحتمل انها تقوم بحماية البادرة الصغيرة من التنافس .

تحوي بذور بعض الانواع على مركبات فينولية (مثل التانينات tannins وحامض الكلوروجينيك chlorogenic acid والكومارين وحامض الفيوريلك furelic acid وحامض الكافيك caffeic . كما تصنف هذه المركبات ايضا بانها لاكتونات lactones. ويمكن ان تثبط اللاكتونات الانبات وبهذه فهي تعمل كآلية سكون .

تعد البذور بانها مصدر غني بالفيتامينات وخاصة معقد B والأحماض الامينية الحرة والسكريات والاحماض النووية الموجودة بتراكيز منخفضة . كما تحوي البذور على منظمات نمو هي الاوكسينات والجبرلينات والسايتوكاينيات ومثبطات نمو التي تقوم بوظائف حيوية في عملية الانبات ونمو البادرات .

ويعتبر الزيتين *zeatin*, اول سايتوكاينين طبيعي قد عزل من بذور الذرة الصفراء .

الانبات

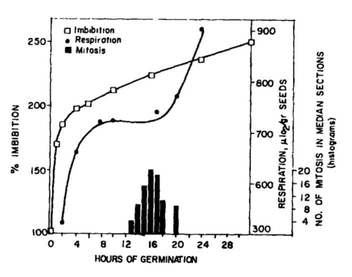
يعتمد تعريف مصطلح الانبات على ماهو المقصود به او على وجهة النظر فقد يكتفي محلل البذور بالتغيير المورفولوجي (المظهري) مثل خروج الجذير . اما المزارع فيعني الانبات بالنسبة له بزوغ البادرات seedling emergence. .

اما تطبيقيا فالانبات هو استعادة النمو الفعال الذي ينتج عنه تمزق غلاف البذرة وبزوغ البادرات (Amen 1965) . يشمل الانبات على الاحداث الفسيولوجية والمورفولوجية التالية (Toole and Hendricks 1956)

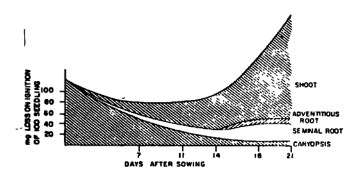
١ ـ تشرب وامتصاص الماء
٢ ـ تمييء الانسجة .
٣ ـ امتصاص الاوكسجين .
٤ ـ تنشيط الانزيمات والهظم .
٥ ـ انتقال الجزيئات المتحللة الى محاور الجنين .
٦ ـ زيادة التنفس والتمثيل .

٧ – نشوء انقسام الخلايا واستطالتها .
٨ – بزوغ الجنين .

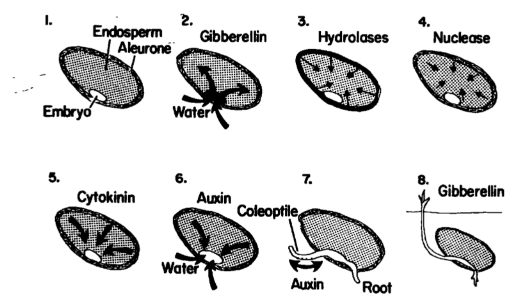
يصل تشرب الماء قمته خلال ساعتان في بذور البصل بينما يبدأ التنفس بعد ساعتان ويصل القمة الاولى بعد ثمانية ساعات (Mayer and Poljakoff-Mayber 1967) (شكل ٩ – ٨) . وبعد وصول التنفس القمة الاولى تبدأ القمة الثانية بعد حوالي ١٦ ساعة وتصل ذروتها بعد حوالي ٢٤ ساعة او اكثر . ان وجود قمتين (ذروتين) للتنفس يفسر ارتباطها بالتحلل الكيمياوي والتمثيل على التوالي . يحصل الانقسام الجسمي Mitosis بعد ١٢ ساعة ويصل ذروته بعد ١٦ ساعة . يوكد تطور الانبات وجود مرحلتين ايضيتين واضحتين هما التحلل الانزيمي . للغذاء الاحتياطي المخزون وتمثيل انسجة جديدة من المركبات المتحللة (مثلا من السكريات المتحررة والاحماض الامينية والاحماض الدهنية والعناصر المعدنية) . ففي نمو محور الجنين يكون معدل النمو الاولى للجذير اسرع من نمو الرويشة وهو عادة اول جزء يظهر من الغلاف الممزق . ويصبح الوزن الجاف للساق اكثر من وزن الجذير بعد عدة ايام وينخفض الوزن الكلي للبذرة المكونة بادرة خلال عشرة ايام بسبب الفقد الناتج من التنفس (شكل ٩ – ٩) . ويبدو بان ترتيب نمو الجذر قبل نمو الساق له فوائد في البقاء والمحافظة على البادرة . وتنشأ الفوتوهورمونات وتنظم عمليات الانبات الرئيسية . وتوجد فعاليات عديدة معروفة لهورمونات النمو (شكل ٩ – ١٠) اهمها .



شكل (٩ – ٨) التغيرات الفسيولوجية في بذور الخس خلال الانبات (Mayer and Poljakoff-May- ber 1967



شكل (٩ ـ ٩) توزيع الوزن الجاف في البذرة والجذر والساق في الشعير خلال الـ ٢١ يوماً بعد الانبات (Anslow 1962)



شكل (٩ ـ ١٠) . (١) انبات بذور محاصيل الحبوب تحت سطح التربة ينظم بعدد من الهورمونات العاملة كما يلي ، ـ يؤدي امتصاص الماء من التربة الى انتاج (٢) كمية قليلة من الجبريلين في الجنين (٣) ثم ينتقل الجبريلين الى خلايا طبقة الاليرون التي يحيط خلايا خزن الغذاء في الاندوسيرم مؤدياً الى انتاج الانزيمات (٤) والتي بدورها تؤدي الى تحلل خلايا الاندوسيرم (٥ ، ٦) تتكون السايتوكاينينات والاوكسينات في هذه العملية تم تشجيع نمو الجنين وذلك بتحفيزها انقسام الخلايا وتوسعها (٧) واذا اتجه الساق الى الاسفل في التربة فان الاوكسينات تنتقل الى الجهة السفلية للبادرة مسبباً نمواً سريعاً وبالتالي تؤدي الى اتجاه الساق الى الاعلى باتجاه سطح التربة (٨) وعندما يخرج الساق الى ضوء الشمس فوق سطح التربة يبدأ النبات بانتاج غذائه بالتمثيل الضوئي (Van Overbeek 1968

١ ـ تنشط الجبرلينات انزيمات تحلل الهظم .
٢ ـ تحفز السايتوكاينينات انقسام الخلايا الذي يؤدي الى بزوغ الجذير والرويشة وان غمد الجذير coleorhiza اول الاجزاء التي تخرج من البذرة نتيجة التوسع الخلوي .
٣ ـ تشجع الاوكسينات النمو بتوسيع غمد الجذير والجذير والرويشة . وينشط الانتحاء الارضي (مثل تصحيح اتجاه نمو الجذر والساق . بغض النظر عن اتجاه البذرة) .

أيض الغذاء المخزون METABOLISM OF STORED FOODS

الانبات وبزوغ البادرات ذات متطلبات عالية من الطاقة من خلال تنفس الغذاء الاحتياطي للبذرة . وتطلق الطاقة الموجودة باواصر كيمياوية في الكاربوهيدرات والدهون والبروتينات بالهضم والفسفرة التأكسيدية التي تنتج النيوكليوتايدات nucleotides, الغنية بالطاقة مثل الادينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) في الميتاكوندريا (منطقة التنفس) . وتتحرر الطاقة للفعاليات الحيوية عندما يتحول الـ ATP الى ادينوسين ثنائي الفوسفات (ADP) كما يلي :

كاربوهيدرات او زيت او بروتين ——(ADP + Pi) → ATP—— منتجات متحلله ——ATP → (ADP + Pi)—— تمثيل حيوي

تتحلل النشويات بانزيمات الفا وبيتا اميليز α- and β-amylase بمساعدة الجبرلينات الى مالتوز maltose (سكر ثنائي) وسكر الكلوكوز وقد بين Van Overbeck بوضوح دور هورمونات النمو في التحلل وبزوغ البادرات (شكل ٩ ـ ١٠) . يتحول بعض الكلوكوز بانزيم *invertase* الى سكروز وهو السكر الشائع الانتقال في النباتات . ويتحلل الكلوكوز ايضاً بوساطة (١) تحلل السكر (انشطار السكر) او الانحلال الكيكولي *glycolysis* والذي يتكون فيه جزئتين هما حامض البايروفك pyruvic acid والـ ATP و (c) التأكسد بدورتي كربس *Krebs* وحامض الكاربوكسيلك الثلاثي *tricarboxylic acid* التي يستطيع اكسدة مركبات الحامض الوسطية الى ثاني اوكسيد الكاربون والماء والـ ATP او بالتبادل بدورة مسار فوسفات البنتوز pentose phosphate pathway shunt

يتحلل الدهن بانزيم اللايسبيز lipase الى كليسيرول واحماض دهنية ،هذا وتتحلل الاحماض الدهنية مرة اخرى بانزيمي peroxidase و aldehydrogenase في تأكسد الفا الذي يزيل ذرات كاربون متلاحقة لانتاج ثاني اوكسيد الكاربون وخزن الطاقة (NADPH) . وان التحلل الاكثر شيوعاً للاحماض الدهنية يكون بانزيم β-oxidase الذي يفصل الاحماض الدهنية الى وحدتين تتكون من ذرتي كاربون .استيل مرافق انزيم ATP.(*acetyl coenzyme A*) A وقد يدخل استيل مرافق انزيم A في دورة كربس Krebs ليتأكسد مرة اخرى وانتاج الـ ATP..

يؤدي انزيم الـ Protease الى كسر اواصر البيتبايد في جزئيات البروتين منتجاً احماضاً امينية . هذا وان مصير الاحماض الامينية يكون كما يلي :
١) اعادة تمثيلها الى بروتينات جديدة في النمو (٢) انتقال مجموعة الامين من الحامض الاميني الى حامض عضوي او (٣) نزع الامينات *deamination* وهو التحلل المائي للاحماض الامينية الى احماض عضوية وامونيا . وتدخل جذور الحامض العضوي دورة كربس لاكسدة لاحقة .

ويتحرر الفسفور من الفايتين (inositol hexaphosphate) بانزيم phytase. وقد تتحلل اللبيدات المفسفرة محررة الفسفور ولكن بدرجة اقل ويتواجد الفسفور في انسجة النبات اساساً كمكون للنيوكليوتايدات (ADP, ATP, NAD, NADP) واحماض نووية ولبيدات مفسفرة وبروتينات مفسفرة وسكريات مفسفرة .

معامل التنفس RESPIRATORY QUOTIENT

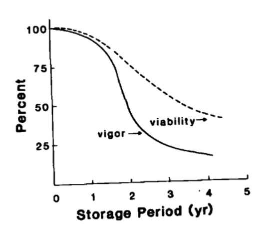
تتنفس البذور النابتة بسرعة ، الا انه من الصعب قياس التنفس في البذور الساكنة . يستهلك التنفس الهوائي الاوكسجين ويحرر ثاني اوكسيد الكاربون . وتسمى نسبة حجم ثاني اوكسيد الكاربون المتحرر الى حجم الاوكسجين المستهلك بمعامل التنفس (R.Q.) ($R.Q. = CO_2/O_2$). ويشير معامل التنفس الى نوع المادة المستهلكة ونهاية التحلل = ان معامل تنفس الكلوكوز واحد ، بينما معامل تنفس النشاء يقارب الواحد (Copeland 1967) ، ومعامل تنفس الدهون ٠.٧ بسبب المتطلبات العالية للاوكسجين للاحماض الدهنية غير المشبعة .

تكون البذور الناضجة حية قبل او عند فصلها من النبات الام . الا انها لاتنبت (لها القدرة على الانبات تحت الظروف المناسبة) . وتكون بذور بعض الانواع ساكنة الا انها تصبح قادرة على الانبات فقط بعد تعرضها لمجموعة من الظروف الخاصة . ان بذور المحاصيل حية وساكنة (حية الا انها لاتنبت بسبب نقص البيئة الملائمة للانبات . مثلاً قلة الماء او عدم توفر درجة الحرارة المناسبة) وعادة تكون لها القدرة على الانبات عند انفصالها عن النبات الام . وتبقى بذور العديد من الانواع البرية او ربما اغلبها وبعض انواع محاصيل العلف ساكنة لاتنبت عند توفر الظروف الملائمة للانبات) بالرغم من وجود ظروف مناسبة للانبات لذا فان القدرة على الانبات والحيوية قد تختلف بمقدار ١٠٠٪ لمجتمعات بذور مختلفة ولا يحصل الانبات الا بعد فقد السكون بالرغم من ان البذور قد تكون حية ولها القدرة على الانبات بصورة كاملة . هذا وتوجد اختبارات معتمدة لاختبار القدرة على الانبات (اختبار الانبات القياسي) واختبار الحيوية (اختبار التيترازوليوم tetrazolium) وبصورة عامة تنخفض حيوية البذور وتزداد قدرتها على الإنبات مع زيادة عمرها بسبب تخلصها الطبيعي من عوامل السكون .

متطلبات الانبات

العوامل البيئية

يتطلب انبات البذور الساكنة او فترة بعد النضج توفر الماء ودرجة الحرارة وظروف جوية ملائمة (شكل ٩ ــ ١١) . وعموماً فان الظروف الملائمة لنمو البادرات تكون ايضاً ملائمة للانبات . تختلف بذور الانواع المختلفة في درجة سكونها سواء بسبب عوامل بيئية او وراثية . ولايحصل الانبات الا بعد حدوث مايسمى بعد النضج *after-ripening* (فقد السكون من خلال تعرض البذور للظروف البيئية لفترة زمنية كافية) (Meyer and Anderson1949) . ويتم حصول بعد النضج للبذور الساكنة بتعريضها الى مجموعة من الظروف البيئية الخاصة (او في الكثير من الانواع يتم عادة تعمير البذور ageing لسنوات عديدة) . وتصبح بذور اغلب المحاصيل قادرة على الانبات في المخازن الجافة خلال النضج ، او بعده مباشرةً . لذا فان انبات بذور المحصول في الموسم القادم لاتعد مشكلة قائمة الا ان قلة السكون الكافي للراحة الطبيعية في نباتات المحاصيل يمكن ان يسبب



شكل (٩ ـ ١١) فقد الحيوية والفزارة او القوة في بذور المحاصيل وعلاقتها بطول فترة الخزن بوجود درجات حرارة ورطوبة عالية .

مشاكل مع بعض الاصناف اذا كانت الرطوبة مرتفعة خلال نضج البذور . وقد يؤدي هذا الى انبات البذور وهي لاتزال على السنابل او الرؤوس قبل الحصاد (انظر شكل ٩ ــ ١٢) . وعادة تكون اصناف فستق الحقل من النوع الاسباني Spanish-type ذات سكون غير كافي لمنع نمو الثمار (القرنات) من تحت سطح التربة قبل قلعها . لذا ففي البيئات الرطبة يفضل زراعة اصناف يكون السكون فيها كافي لضمان وجود فترة راحة حتى يتم جني المحصول بصورة كاملة .

الماء

تشرب الماء هي اولى عمليات الانبات . وتتشرب البذور الحية والميتة بالماء وتنتفخ . وتعتمد كمية التشرب على المكونات الكيمياوية للبذور .

تعتبر البروتينات والصموغ والبكتينات اكثر غروياً وتحللاً من النشويات لذا فانها تتشرب ماء اكثر . وتتشرب بذور محاصيل الحبوب مثل الذرة الصفراء مايعادل ثلث وزنها ماء . بينما تتشرب بذور فول الصويا نصف وزنها ماء . وعادة يعتبر مستوى رطوبة التربة عند السعة الحقلية محتوى رطوبي مثالي للانبات ويكون الانبات بمعدلات واطئة عندما تكون رطوبة التربة قريبة من نقطة الذبول . ان وجود محتوى مائي اقل من المثالي يؤدي عادة الى تشرب جزئي مما يقلل الانبات . وقد تترطب وتجف البذور عدة مرات خلال عملية الانبات . وقد يسبب

هذا فقد في حيوية البذور . وتعتمد درجة الفقد في الحيوية على النوع وعدد دورات الترطيب والتجفيف . وتؤثر مكونات الوسط وخاصة محتوى المحلول على جاهزية الماء . فقد وجد Ryan (1973) انه عند زيادة التركيز الازموزي تقل جاهزية الماء . الا ان بعض الايونات وخاصة الصوديوم والمغنيسيوم تؤثر على الانبات اكثر من جاهزية الماء

درجة الحرارة

يشمل الانبات على عمليات عديدة من الـ catabolism والـ anabolism التي تنظم انزيمياً . ماعدا التشرب . لذا فان الانبات يستجيب بصورة عالية لدرجات الحرارة . ان درجة الحرارة الاساسية *cardinal temperatures* (درجة الحرارة العظمى maximum ودرجة الحرارة المثالية optimum ودرجة الحرارة الصغرى minimum)، لانبات بذور اغلب المحاصيل هي نفس درجات الحرارة الطبيعية التي يحتاجها النبات للنمو الخضري (جدول ٩ ــ ٤) . ودرجة الحرارة المثالية هي الدرجة التي تعطي اعلى نسبة انبات باقصى فترة زمنية وقد انبتت البذور غير المعرضة لفترة بعد النضج والتي فيها سكون جزيئي او نسبي (Borriss 1949) في مدى ضيق من درجة الحرارة الحرارة . مثلاً ٥ ــ ١٥ مْ لانواع درجات الحرارة المنخفضة (Amen 1968)

اما البذور التي تمر بفترة بعد النضج (كما هو موجود في بذور اصناف اغلب المحاصيل) فليس لها مثل هذا المدى الضيق من درجات الحرارة للانبات . وتتداخل درجات الحرارة الاساسية لانبات بذور المحاصيل المختلفة الا ان معدل الانبات للجميع يكون بطيئاً عند درجات الحرارة المنخفضة .

ان بذور بعض الانواع تكون حساسة جداً لدرجات الحرارة الباردة اثناء الانبات وخاصة اثناء التشرب بالماء . ان انبات بذور العديد من الحشائش والاشجار يستفيد من الاختلافات اليومية في درجات الحرارة لاسباب غير مفهومة جيداً . ويبدو بان بذور العديد من الانواع البرية او الانواع التي دجنها الانسان منذ فترة زمنية قصيرة تكون ذات سكون نسبي يستجيب للتغاير الحاصل بدرجات الحرارة .

١) العمليات الحياتية الهدمية . هدم المركبات المعقدة لاعطاء مركبات بسيطة .

٢) العمليات الحياتية البنائية / وهي عمليات تتعلق بالتركيب الحيوي لمكونات الخلية من جزيئات الى طاقة .

جدول (٩ ـ ٤) مدى درجات الحرارة التي يحصل فيها الانبات لبذور انواع مختلفة

البذور	درجة الحرارة (مْ)		
	الحد الادنى	المثالي	الحد الاعظم
الذرة الصفراء	٨ ـ ١٠	٣٢ ـ ٣٥	٤٠ ـ ٤٤
الرز	١٠ ـ ١٢	٣٠ ـ ٣٧	٤٠ ـ ٤٢
الحنطة	٣ ـ ٥	١٥ ـ ٣١	٣٠ ـ ٤٣
الشعير	٣ ـ ٥	١٩ ـ ٣٧	٣٠ ـ ٤٠
الشيلم	٣ ـ ٥	٢٥ ـ ٣١	٣٠ ـ ٤٠
الشوفان	٣ ـ ٥	٢٥ ـ ٣١	٣٠ ـ ٤٠
	٣ ـ ٥	٢٥ ـ ٣١	٣٥ ـ ٤٥
	٠,٥ ـ ٣	٣٠ ـ ٣٥	٣٥ ـ ٤٠
التبغ	١٠	٢٤	٣٠

الغازات

يتطلب الانبات مستويات عالية من الاوكسجين الا اذا كان التنفس الذي يصاحب الانبات يحصل بعملية التخمر fermentation . هذا وتستجيب اغلب الانواع جيداً لمحتوى الهواء الجوي الحاوي على ٢٠ ٪ اوكسجين و ٠.٠٣ ٪ ثاني اوكسيد الكاربون و ٨٠ ٪ نايتروجين . ويؤدي عادة خفض محتوى الاوكسجين الى اقل من ٢٠ ٪ الى تقليل الانبات . ويمكن ان تنبت بذور الرز في ظروف عديمة الهواء الا ان ذلك يسبب ظهور بادرات غير طبيعية . بينما يفضل انبات بذور اغلب الانواع في محتوى تركيز الاوكسجين الموجود في الهواء الطبيعي او اعلى منه نجد ان بذور cattail (*typha latifolia*) وحشيش برمودا (*Cynadon dactylon*) تنبت افضل بتركيز اوكسجين اقل من التركيز الطبيعي (Morinaga 1926) يفضل انبات بذور حشيش برمودا بتركيز عالي من ثاني اوكسيد الكاربون على تركيزه في الهواء الطبيعي (Mayer and

Poljakoff-Mayber 1963) . وبصورة عامة تكون الترب غير جيدة الصرف اقل من الترب المثالية المطلوبة للانبات .

الضوء

ان حاجة الضوء لعدد من بذور الانواع معروفة منذ مايقارب القرن (Mayer and Poljakoff-Mayber 1963) لـقـد شـخـص Kinzel سـنـة ١٩٢٦ حساسية بذور اعداد كبيرة من الانواع للضوء . وقسم عدة مئات من الانواع نسبة الى انها : (١) الانبات يفضل الضوء (٢) الانبات يفضل الظلام (٣) لايتأثر الانبات بالضوء او الظلام . وتسمى البذور في المجموعة الاولى ***photoblastic*** . ان الاهمية البيئية للضوء في الانبات مفهومة وذلك لان عدد من بذور الادغال تنبت على سطح التربة بعد تعرضهاللضوء فقط تنبت بذور الانواع الداخلية Exotics في النظام البايولوجي للغابات فقط بعد قطع الاشجار واضطراب التربة بعمليات الحصاد وتعريض هذه البذور للضوء .

لايحتاج انبات بذور المحاصيل ذات تاريخ التدجين الطويل نسبياً الى الضوء عادة (ماعدا بذور التبغ والخس) . وتنبت بذور الادغال بسهولة بوجود الضوء او بعد تعرضها لظروف خاصة بعد النضج . ان هذه الحقائق تؤكد بان الضوء عامل بعد النضج . ومفتاح لآلية كسر نوع معين من السكون . ان ألية السكون (السكون الثانوي) في بذور الخس تكتسب بعد تعريضها الى درجات حرارة عالية بالهواء او بالتربة (يكتسب بعد نضج البذور) . تنضج بذور الخس خلال ايام طويلة ذات درجات حرارة عالية . والتي قد تحث السكون المكتسب . ويكسر هذا السكون ويحصل الانبات والنمو في بداية الموسم البارد .

لقد اوضح مجموعة من علماء وزارة الزراعة الامريكية بشكل مقنع بان آلية الاستجابة للضوء في انبات البذور مشابهة الى تنظيم العمليات التكوينية الاخرى مثل التزهير وتكوين الصبغات واستطالة الساق واستقامة تعكف السويقة الجنينية السفلى (Borthwick et al. 1952; Toole and Hendricks 1956)

ويعتبر الضوء الاحمر (R) هو الصبغة الفعالة في عملية العكس الضوئي photoreversible مع الضوء الاحمر البعيد (FR; infrared) (جدول ٩ ـ ٥) . ولكمية الضوء (مستوى الطاقة) ونوعيته (اللون او طول الموجه) وفترة

التعرض للضوء (الفترة الضوئية) في الدورة تأثير كبير على الانبات . وذلك اعتماداً على النوع . وعادة يكون مستوى الطاقة الواطئ في الضوء (١ / ١٠ ـ ١ / ١٠٠) من (ضوء الشمس الكامل) كافي لتحفيز الانبات . ان منبتات البذور التجارية مجهزة لتوفير اشعة بهذا المستوى . هذا وتنبت بذور الـ bentgrass (*Agrostis tenuis*) بشكل افضل في الضوء الكامل للشمس (١٠٣ سعرة / سم٢ / دقيقة) . والانبات كالتزهير حيث تستجيب انواع عديدة للفترة الضوئية وهذا يعتمد على النوع سواءً كان يفضل الايام القصيرة ام الايام الطويلة او الايام المعتدلة .

جدول (٩ ـ ٥) انبات بذور الخس بدرجة ٢٦°م .

نسبة الانبات	ترتيب التعرض للضوء
٧٠	R
٦	R–FR
٧٤	R–FR–R
٦	R–FR–R–FR
٧٦	R–FR–R–FR–R
٧	R–FR–R–FR–R–FR

المصدر من ، Borthwick et al. 1954
(R) التعريض للضوء الاحمر لمدة دقيقة واحدة .
(FR) التعريض للضوء الاحمر البعيد لمدة اربعة دقائق .

يمكن توضيح تأثير نوعية الاضاءة على البذور الحساسة للضوء كما هو مبين في الملخص التالي لبعض الدراسات الاولية :

طول الموجة (نانوميتر)	اللون	الاستجابة
اقل من ٢٩٠	فوق البنفسجي (غير مرئي)	تثبيط
٢٩٠ ـ ٤٠٠	فوق البنفسجي (غير مرئي)	لا يوجد تأثير واضح
٤٢٠ ـ ٥٠٠	ازرق (مرئي)	تثبيط
٥٦٠ ـ ٧٠٠	برتقالي احمر (مرئي)	تحفيز
اكثر من ٧٠٠	احمر ـ بعيد (غير مرئي)	تثبيط

ان اكثر اطوال الموجات فعالية في تحفيز وتثبيط انبات البذور هي الحمراء (قمتها عند ٦٦٠ نانوميتر) والضوء تحت الاحمر infra-(far) red (٧٣٠ نانوميتر) على التوالي (Flint and McAlister 1937; Borthwick et al. 1954).

وجد Borthwick واخرون لاول مرة في سنة ١٩٥٢ حصول مايسمى العكس الضوئي في انبات بذور الخس عند تعرض البذور الرطبة لبعضة دقائق للاشعة الحمراء R والاشعة تحت الحمراء FR (جدول ٩ ـ ٥) .

بعد هذه الدراسات الاولية وجد هؤلاء الباحثون بأن صبغة الفايتوكروم ***phyto chrome*** هو الضوء المستلم والمنظم للاستجابة . ان هذا البروتين يتواجد في صورتين تتحول احدها الى الاخرى P_r و P_{fr} (انظر الفصل ١٢) . وتكون P_r زرقاء و P_{fr} زرقاء شاحبة والتي تصبح واضحة بعد تعرضها للضوء الاحمر . وفيما يلي الالية المقترحة لتنظيم انبات البذور (Borthwick et al. 1954; Amen 1968).

P_r ——مادة التفاعل—→ P_{fr} ———— انتاج الهورمون ———— فاعلية انزيم. التحليل ———— الانبات

ويعتقد بأن P_{fr} هي الصورة الفعالة حيوياً لتنظيم آلية الانبات والاستجابات للفايتوكروم الاخرى في النبات .

المواد الكيمياوية الخارجية Exogenous Chemical

يشجع وجود عدد من المواد الكيمياوية انبات بذور بعض الانواع (انظر جدول ٩ ـ ٧) . ويمكن اعتبارها مواد محفزة للانبات وليست مثبتة له . ويمكن لبعض المواد الكيمياوية مثل الجبريلينات القيام بالتحفيز او احلالها بدل متطلبات الضوء ودرجات الحرارة المنخفضة بعد النضج . وفيما يلي بعض اهم المواد الكيمياوية المستخدمة لتحفيز الانبات .

١ ـ نترات البوتاسيوم (KNO_3) تستخدم بصورة واسعة في اختبارات الانبات لعدد من بذور الحشائش والبذور التي عادة تحتاج للضوء (Copeland 1967).

٢ ـ الثيوريا Thiourea او $CS(NH_2)_2$. لاتستخدم بشكل واسع الا انها تحفز الانبات في بذور بعض الانواع . وانها لاتعوض عن احتياجات البذور للضوء او درجات الحرارة (Tukey and Carelson 1945).

٣ ـ بيروكسيد الهايدروجين (H_2O_2) وهو مركب فعال على بذور بعض البقوليات والطماطة والشعير (Copeland 1967).

٤ ـ الاثيلين (C_2H_4) يحفز الانبات في بعض الانواع (مثل فستق الحقل) ويؤدي الى زيادة تثبيت محور البادرة النابتة . ويختلف سكون بذور فستق الحقل (والحاجة لازالته بالاثيلين) كثيراً بين الاصناف .

٥ ـ الجبريلينات (GAs) بامكانها ان تعوض ، جزئياً على الاقل ، عن متطلبات الضوء ودرجات الحرارة البادر ة في البذور التي تحتاج للضوء لاجل انباتها .
ويعد GA_3 اكثر الجبريلينات استخداماً . ولكن قد وجد بأن GA_4 و GA_7 اكثر فعالية من GA_3 (Borris 1967)

جدول (٩ ـ ٦) . طول مدة حيوية البذور .

التجربة	عدد سنوات دفن البذور	عدد الانواع التي[أ] انبتت بذورها
Duvel[أ]	١	٧١
	١٠	٦٨
Beal[ج]	٢٠	٥٧
	٣٨	٣٦[ب]
	٢٠	١١
	٤٠	٩[د]
	٧٠	٣[هـ]
	٩٠	١[و]

المصدر ، Klingman and Ashton 1975
أ ـ دفن Duvel ١٠٧ نوعاً في تربة طنية على عمق ٢٢٨ و ٤٢ إنج .
ب ـ أمثلة على ذلك . jimson weed ٩١ ٪ . moth mullein ٤٨ ٪ . ٤٨ ٪ ، velvetleaf ٣٨ ٪ ، evening primrose ١٧ ٪ lambsquarters ٧ ٪ ، ذيل الثعلب الاخضر ١ ٪ ، curley dock ١ ٪ .
جـ ـ دفن Beal ٢٠ وع
د ـ Redroot pigweed, prostrate pigweed, common ragweed, curley dock, black mustard, ', evening primrose, broadleaf plantain, purslane, moth mullein .
هـ ـ Moth mullein, evening primrose, curley dock .
و ـ Moth mullein ٧٠ ـ ٨٠ ٪ .

النضج MATURITY

لايمكن ان يحدث الانبات الا بعد وصول البذرة الى مستوى ادنى من التكوين الظاهري بالرغم من توفر الظروف البيئية الملائمة للانبات . وعموماً يحدث تطور كافي للحيوية والانبات بفترة طويلة قبل النضج . وتنبت بذور Smooth bromegrass بحوالي ستة ايام بعد الاخصاب (Grabe 1956) . وقد وجد ان العديد من بذور الادغال حية ولها المقدرة على الانبات في غضون ٨ ـ ١٠ أيام بعد التزهير . ويزداد عادة سكون البذور بزيادة نضجها .

عمر البذور Longevity

تعتمد مدة بقاء البذور حية او طول عمر البذور على التركيب الوراثي واليه السكون وبيئة الخزن وقد انبتت بذور الـ Lupine **(Lupinus artcus)** المستخرجة من خث مستنقع **(Peat bog)** فـي كنـدا بعـد ١٠,٠٠٠ سـنة **(Porsild and Harrington 1967)** . وقد انبتت بذور الـ **Indian lotus** المستخرجة من ترسبات بحرية في منشوريا بعد ١,٠٠٠ سنة **(Copeland 1967)**. وكان لبذور نبات (الميوسا) minosa **(Mimosa glomerata)** الموجودة في معشب المتحف الوطني في باريس القدرة على الانبات بعد ٢٢١ سنة **(Beequerel, 1934)**. وقد وجد بأن بذور بعض البقوليات تنبت بعد ١٠٠ ـ ١٥٠ سنة من الخزن الجاف **(Ohga 1962)** . لقد لخص **Klingman** و**Ashton** سنة ١٩٧٥ دراسات حول طول مدة حيوية البذور قام بها **Beal** و **Duvel** والتي شملت على دفن اوعية حاوية على البذور في وسط رطب واخراجه على فترات مختلفة .

ففي تجربة Beal انبتت ثلاثة انواع بعد ٧٠ سنة والـ moth mullein بعد ٩٠ سنة . وبقيت بذور اغلب المحاصيل محافظة على حيوتها لسنوات عديدة . واعطت ٧٠ ـ ٩٠ ٪ نسبة انبات بعد ٧ ـ ١٠ سنوات عند خزنها في ظروف ملائمة (Mayer and Poljakoff-Mayber 1963) .

اكدت دراسات طول عمر البذور على اهمية الظروف الملائمة للخزن وهي درجات حرارة منخفضة ورطوبة بنسبة منخفضة واوكسجين قليل (Ching et al. 1959) . ولقد انبتت بذور بعض محاصيل العلف المخزون بدرجات حرارة عالية (٣٨ مْ) انباتاً جيداً بعد ستة سنوات عند المحافظة على محتوى رطوبي

للبذور ٦ ٪ او اقل . وفقدت البذور حيوتها بعد ثلاثة اشهر عندما خزنت بدرجة حرارة ٢٢ مْ عند ارتفاع المحتوى الرطوبي الى ١٦ ٪ . وكقاعدة عامة يجب ان لايزيد مجموع قيم الرطوبة النسبية للهواء (٪) ودرجة الحرارة (٥ ف) لبيئة الخزن عن ١٠٠ . على سبيل المثال ان خفض درجة الحرارة و / او الرطوبة النسبية تكون ظروف بيئية متفوقة او افضل من الاولى .

قوة البادرات Seedling Vigor

تنخفض قوة البادرات (سرعة النمو) بسرعة بزيادة طول فترة خزن البذور. وقد تؤثر فترات الخزن القصيرة في الظروف القاسية على قوة البادرات اكثر من تأثيرها على الحيوية (Copeland 1967) (جدول ٩ ـ ١١) . ويمكن الملاحظة بان قوة البادرات يمكن ان تفقد بسرعة اكثر من الحيوية . اي ان نصف عمر قوة البادرات للبذور المخزونة في هذه الحالة حوالي سنتان . مقارنة مع حوالي اربعة سنوات لنصف عمر الحيوية . ان احد التفسيرات هو ان فقد القوة يكون بسبب تحطم التراكيب الواقية ضد الاحياء المجهرية التي تستطيع اضعاف او تلف البذرة او البادرة . وقد تسبب فترة الخزن او الظروف القاسية اثناء الخزن للاغشية فقد قدرتها الانتاجية لمركبات ايضية خلال الانبات بسبب (Abdul-Baki and Anderson 1970) الاصابة بالاحياء المجهرية . ومن المحتمل بان فقد القوة اكثر تعقيداً من التلف الفيزياوي فقط . على سبيل المثال . وجد بان ميتاكوندريا بادرات فول الصويا من بذور جديدة تختلف معنوياً في التنفس عن تلك من البذور القديمة (Abu-Shakra and Ching 1967) . ان معدل الفسفرة الضوئية في النباتات النامية من بذور قديمة ٤٠ ـ ٧٠ ٪ من تلك النباتات النامية من بذور جديدة بوحدة الاوكسجين المستهلك . وتحوي البادرات النامية من بذور قديمة على عدد اقل من الميتاكوندريا بوحدة الوزن من تلك البادرات النامية من بذور جديدة .

ومهما كانت الآليات المؤثرة . فلا تفقد القوة ولا الحيوية في مجتمع البذور مباشرةً . بل ان كلاهما ينخفض على شكل منحنى اسي exponentially مع الزمن بمعدل مشابهة الى منحنى سيكمويد (Borriss 1949) . ولا يمكن قياس القوة بدقة باختيار الانبات القياسي . لهذا السبب طور اختبار البرودة *cold test* الذي يستخدم على نطاق واسع في اعداد بذور الذرة الصفراء وهو مشجع للاستخدام في بعض المحاصيل الاخرى . ويشمل اختبار البرودة

هذا وضع البذور المتشربة بتربة عضوية غير معقمة وبادرة (٥ ـ ١٠ مْ) ورطبة لفترة حوالي سبعة ايام ثم نقلها الى نظام ري ودرجة حرارة دافئة (٢٣ مْ) لاكمال الانبات . ان هذه الظروف تعرض البذور والبادرات الى الاصابة بالامراض او التعفن بالـ *Pythium* والاحياء الاخرى التي تسبب ذبول البادرات damping off ويختلف الانبات في هذا الاختبار كثيراً عن اختبار الانبات القياسي وربما يعكس السلوك الحقلي في الربيع بشكل افضل . ويشمل الاسراع بالتعمير على تعريض البذور الى درجات حرارة عالية لفترة معينة . وهو اختبار آخر للحيوية . وهناك اختبارات اخرى تحت الدراسة والتعقيم .

لقد لاحظ Tilden سنة ١٩٨٤ بان العملية المسماة *priming* (تنظيم امتصاص الماء ببطء) تؤدي الى تصلب (انسداد اغشية البلازما مقللاً فقد الالكترونات (المنحل بالكهرباء) electrolyte وتحسين الانبات وقوة البادرات .

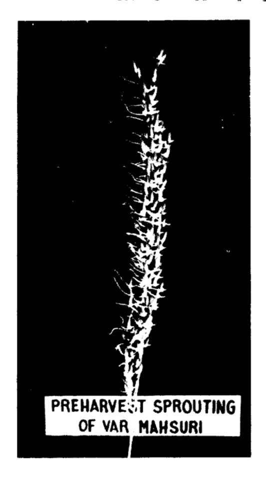
السكون (رقاد) Dormancy

السكون هو حالة توقف النمو او حالة راحة . وهي ظروف قد تبقى لفترة زمنية بالرغم من توفر الظروف الملائمة للانبات . وتطبيقياً تكون البذرة ساكنة عند نقطة الانفصال الفيزياوي او الفسيولوجي من النبات الام . ويتوقف هذا السكون مباشرة عند توفر ظروف ملائمة للأنبات . ان تعبير سكون او همود *Quiescence* اكثر وصفاً لراحة البذور الناتجة من الظروف غير الملائمة للانبات (على النبات الناضج او في المخزن) . اما تعبير رقاد او سبات **(dormancy)** فهو اكثر ملائمة للبذور التي يفشل انباتها عندما توضع في بيئة ملائمة لانبات البذور غير الساكنة من نفس مجتمع البذور **(Amen 1963, 1968)** .

ادى الانتخاب الطبيعي خلال الالف السنين من التدجين الى ازالة السكون من نباتات المحاصيل بصورة كاملة . وتنبت بذور اغلب المحاصيل بسهولة بعد نضجها وجفافها . واحياناً تنبت البذور الساكنة وهي لازالت على النورة الزهرية للنباتات المتواجدة في الحقل وخاصة في الاجواء الممطرة (شكل ٩ ـ ١٢) . ومن جهة اخرى . نجد بان بذور بعض الانواع البرية (مثل بذور الادغال والاشجار ومنها الاشجار المثمرة) تظهر عادة سكون عميق . وتظهر بذور نباتات المحاصيل ذات تاريخ تدجين قصير سكون لدرجة معينة لذا فهي تتطلب ظروف ووقت اكثر

للانبات (مثل العديد من بذور البقوليات العلفية الصلبة . وانواع عديدة من الحشائش ذات السكون الفسيولوجي ومنها الذرة البيضاء و *Poa,* و *Festuca* . ان حقيقة وجود السكون في الانواع البرية يبين الاهمية البيئية لبقاء الانواع . لقد انتج الانتجاب الطبيعي خلال التطور نباتات ذات بذور ساكنة و / او براعم ساكنة وهو تكييف لفترات تكون فيها الظروف البيئية قاسية مثل تلك الموجودة في مناطق ذات المناخ المعتدل . وعندما لايتزامن الانبات او نمو البراعم مع تحفيز الظروف المناخية الملائمة للنمو والانتاج فان النوع قد لا يبقى .

ويعد السكون عامل رئيسي في نجاح الادغال والمحافظة على بقائها وايجاد البيئة الملائمة بالرغم من جميع الظروف العديدة المضادة لها . وتبقى بذور العديد من انواع الادغال حية وتنبت اخيراً بالرغم من الظروف القياسية من حرارة وماء وحريق وزراعة وتغذية الحيوانات والطيور .



شكل (٩ ـ ١٢) انبات بذور الرز على العنقود panicle **مشيراً ما بعد النضج خلال نضج البذور .**

انواع السكون

لقد قسم Amen في سنة ١٩٦٨ اليات السكون لبعض الانواع كما يلي :

١ ـ جنين غير ناضج : في بذور عائلة Orchideacae .

٢ ـ عدم نفاذية اغلفة البذور : في العائلة البقولية (عدم النفاذية للماء) وفي العائلة النجيلية (عدم النفاذية للاوكسجين) .

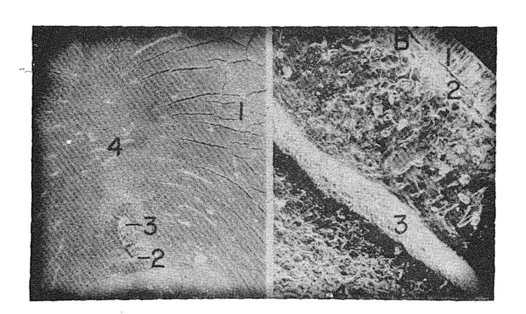
٣ ـ المقاومة الآلية (الميكانيكية) لاغلفة البذور : يوجد في بعض انواع العائلة النجيلية والانواع التي بذورها على شكل جوز nuts .

٤ ـ السكون الفسيولوجي : يوجد في بذور انواع عديدة تحوي على مثبطات نمو او ان محفزات النمو في الكيس الجنيني واغلفة البذور تكون غير كافية لابتداء العمليات الحيوية للانبات (Simpson 1978) .

ان العملية التي يصبح بها البذور قادرة على الانبات تسمى بعد النضج after- ripening ويتم النضج على النبات الام او الجفاف في الخزن او التعمير ageing في الخزن الجاف . ومن جهة اخرى قد يتطلب في بعض الانواع المعاملة بدرجات حرارة منخفضة لفترة طويلة بعد النضج او الظروف اكثر تعقيداً مثل درجات الحرارة المتناوبة ودورات من الاشعة ووجود الاملاح والغسل وازالة قشرة البذور . ان هذه المعاملات تكون فعالة فقط على البذور المتشربة للماء .

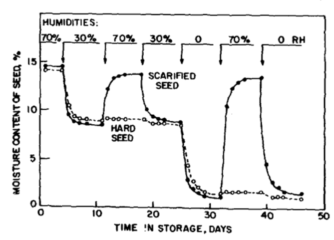
ان السكون غير الناضج شائع في بذور النباتات المتطفلة مثل بذور نبات witchweed (*Striga lutea*) التي تتطلب عائل لتوفير المحفز . وقد وجد بان السايتوكاينين من النبات العائل هو المحفز الضروري للانبات . وفي بعض الانواع يمكن ان يحدث اثناء الخزن او اثناء الانبات .

ان صلابة غلاف البذرة تعتبر الآلية الرئيسية للسكون في بذور البقوليات (شكل ٩ ـ ١٣ ، ٩ ـ ١٤) . وتنتج عدم نفاذية الماء في بذور البقوليات من عاملين هما : (١) غلاف البذرة يكون ذو طبقات من الخلايا الكثيرة المتراصة *scleroid* Malpighian عند الزاويا الصحيحة لسطح غلاف البذرة مع المركبات الفينولية او مركبات اخرى نافرة للماء كما هو شائع في اغلفة البقوليات (Evenari 1949; Amen 1963) • (٢) إغلاق الفتحات الطبيعية في غلاف البذرة . والتي تشمل على فتحة النقير micropyle وفتحة الحبل السري funicle والـ *pleurogram* (انخفاض تحت النقير والحبل السري) . وقد استنتج Olvera واخرون سنة ١٩٨٢ بان العامل الرئيس المسؤول عن صلابة البذور في الـ *Leucaena* (البقوليات) هو



شكل (٩ ـ ١٣) يبين صورة مكبرة بالمجهر لبذور الـ *Leucaena* الصلبة . تراكيب البذرة ، ١ ـ غلاف البذرة ٢ ـ النقير ، ٣ ـ الحبل السري ٤ ـ الـ pleurogram ـ مقطع عرضي (١) غلاف البذرة ٢ ـ طبقة الـ Malpighian ، ٣ ـ خط الضوء ٤ ـ السويداء (الاندوسبرم) .

اغلاق الـ pleurogram . حيث تنغلق هذه التراكيب عندما يكون مستوى الرطوبة خارج البذرة اقل من داخلها مسبباً خروج الماء دون السماح له بالدخول (شكل ٩ ـ ١٤) .



شكل (٩ ـ ١٤) عند وضع بذور البرسيم الابيض الصلبة بصورة متبادلة في رطوبة نسبة عالية ومنخفضة فقدت البذور الماء في الرطوبة المنخفضة الا انها لم تستعيدها عند وضعها في رطوبة عالية وذلك بسبب عمل صمام السره . هذا وتستطيع البذور المخدشة استعادة الرطوبة بسهولة Leopold and Kriedemann 1975)

يبن جدول (٩ ـ ٧) عدد كبير من المعاملات الفعالة التي تجرى على البذور بعد النضج لكسر طور السكون المتسبب من صلابة الغلاف **hard seed** . وتعد الحوامض والقواعد المركزة فعالة جداً الا انها قد تحدث اضراراً للبذور كما ان استخدام درجة حرارة ١٠٠ مْ لمدة ١.٥ دقيقة وذلك بتعريض البذور لاشعة الضوء الاحمر البعيد من شمعة معينة او الماء الحار وهي طرق فعالة ايضاً لتقليل صلابة اغلفة البذور . وقد ادى استخدام الماء الحار (١٠٠ مْ) لفترة ٥ ـ ٢٠ ثانية الى فتح الـ pleurogram في بذور البقوليات والى نسبة انبات ٩٠ ـ ١٠٠ ٪ اعتماداً على الصنف (Olvera et al. 1982)، يستخدم التخديش *Scarification* (التخديش الالي ، والتخديش بالحوامض او بالماء الحار ـ معاملات تجرى على غلاف البذرة) لازالة سداد فتحة السرة hilum لزيادة نفاذية الماء وتشربه . ويعتقد بان وجود البذور الصلبة بنسبة متوسطة ذي فائدة لبذور المحاصيل العلفية (Dexter 1955) لذا فلا ينصح دائماً باستخدام عملية تخديش البذور . ويتم ازالة السكون طبيعياً بالانجماد والذوبان والترطيب والتجفيف ومرور البذور في الاجهزة الهضمية للحيوانات وفعالة الاحياء المجهرية و / او التعمير في المخزن .

تعد اغلفة بذور عدد من انواع الحشائش والاشجار مثل حشيش الابرة needlegrass (Weisner and Kinch 1964) وحشيش الرز الهندي غير منفذة للاوكسجين . حيث تعمل العصيفة lemma والاتب palea (اغلفة البذرة) كحاجز في بذور حشيش الابرة الخضراء **(green needle grass)** . وقد تم الحصول على نسبة انبات (٧٢ ٪) بعد سبع سنوات من الحصاد .

وقد ادت معاملة تعريض البذور الى درجات حرارة باردة ومحلول KNO_3 الى اعطاء نسبة انبات كاملة . وتعتبر بذور الحسك Cocklebur والشوفان البرى امثلة تقليدية لسكون البذور الناتج من اغلفة البذور غير النافذة للاوكسجين (Crocker 1906; Hay 1967) .

ان بذرة الحسك ثمرة جافة صغيرة غير منفصلة تحوى على بذرتين . وقد تنبت البذرة السفلى مباشرة بينما تبقى البذرة العليا ساكنة لبعضة سنوات بسبب قلة تركيز الاوكسجين المحيط بها (Crocker 1906) . كما يؤدي غلاف بذرة الشوفان الى وجود تركيز واطيء للاوكسجين ايضاً . وان ازالة اغلفة بذرو كلا النوعين يحسن نسبة الانبات .

جدول (٩ ـ ٧) سكون البذور ومعاملات بعد الحصاد لتشجيع الانبات

النوع	معاملة بعد الحصاد لتشجيع الانبات	الملاحظات
الجت (*Medicago sativa*)	تخديش، حك، او كشط، حرارة، حامض، كهرباء، تثقيب الغلاف، عوامل بيولوجية	بذور بقوليات صلبة لاتسمح بدخول الماء، وقد تكون المعاملات مفيدة زراعيا ، وتتطرى اغلفة البذور الصلبة في التربة بصورة طبيعية
حشيش الرز الهندي (*Oryzospsis hymenoides*)	المعاملة بالحامض	الطريقة الوحيدة الفعالة، تحوي الاغلفة على مثبط (ABA)
الخوخ (*Perricum malum*)	التنضيد	سكون الجنين ، يتطلب ٧٥٠ وحدة تبريد بدرجة حرارة (٦ـ ١٠م) او ازالة الفلقتان
الحسك Cocebur (*Xanthium pennsylvanium*)	تركيز عالي من الاوكسجين المعاملة بالكاينيتين	سكون البذرة العلوية يكون لانبات ١٠٠٪ عند تركيز ١٠٠٪ اوكسجين وحرارة (٢٠ـ ٣٣م) .
الشوفان البري (*Avena fatua*)	تركيز عالي من الاكسجين	الضوء الاحمر والكاينيتين، المواد المثبطة لا يحل الكاينيتين بدل الضوء
	الضوء الاحمر	يمكن ان يحل الضوء بدل الحرارة في معظم الانواع
	حامض الجبرليك ازالة غلاف الحبة (ازالة العصافة والا بتة المعاملة بـ KNO_3	يؤدي حامض الجبرليك الى انتاج المالتيز المعاملة بتركيز عالي من الاوكسجين والـ H_2O_2 وثقب اغلفة البذور كلها فعالة في ازالة السكون

الخس (*Lactuca sativa*)	الخزن الجاف حامض الجبريليك ، الضوء الاحمر . الاثيلين . ثيوريا	يتم ازالة السكون بالخزن الجاف للبذور المحصورة حديثا للصنف **Grand Rapid** تحل بدل متطلبات الضوء ودرجة الحرارة (الباردة)
حشيش كنتاكي الازرق (*Poa pratensis*)	درجات حرارة متبادلة وضوء	
حشيش بيرمودا (*Cynodon dactylon*)	تركيز منخفض في الاوكسجين	
حشيش بنتا (*Agrostis palustris*)	درجات حرارة متبادلة وضوء	طول فترة التعرض لدرجات الحرارة العالية مهمة لاغلب الاصناف الضوء الاحمر فعال خلال التعرض لدرجات الحرارة العالية
فيسكو الطويل (*Festuca arundinacea*)	درجات حرارة منخفضة للانبات	يؤدي حفظ البذور بدرجة حرارة ٢٥م لمدة سبعة ايام الى السكون، يؤدي الضوء الى تحفيز الانبات بدرجة الحرارة المنخفضة .
حشائش الصحراء	الترشيح	الترشيح بماء المطر الشتوي
حشيش برونتون النيوزيلاندي (*Agrostis tenuis*)	املاح النتروجين (KNO_3)	يستخدم بشكل واسع في الدراسات المختبرية بتركيز ٠.١ــ ١٪ محلول فعال وتتأثر بالمعاملة اغلب البذور الحساسة للضوء .
الرز البري (*Zizania palustris*)	الخزن بالماء البارد لمدة اكثر من ١٠٠ يوم	وجود مثبط ABA في الجنين وغلاف الحبة .

تستطيع اغلفة البذور ذات المقاومة الآلية (الميكانيكية) تشرب الماء بعكس البذور الصلبة ، الا انها تقاوم انتفاخ الجنين ونمو البادرة . وتملك بذور بعض الحشائش واغلب الانواع التي تكون ثمارها ذات بذور صلبة اغلفة بذور مقاومة الية ميكانيكية) لظهور الجنين . ويؤدي ترطيب البذور لفترة طويلة الى اضعاف الغلاف الصلب . ويتطلب الجوز الاسود (*Juglans nigra*) عدة اسابيع من الخزن في ظروف باردة (٢ ـ ٥ مْ) ورطوبة (تنضيد) لاجل كسر طور السكون (Meyers et al. 1979) . ويبدو ان في هذا النوع على الاقل نوعين من السكون الاول مقاومة الية الغلاف البذرة ، والثاني جنين غير ناضج (غير ناضج فسيولوجيا) . ومن المعرف بان غلاف الجوز الاسود يحوي على مثبط نمو قوي هو الجوكولون juglone . ومن المحتمل ان يفقد هذا المركب بالغسل اثناء الترطيب . ويظهر بان هذا النوع يحوي على الية سكون ثالثة . ان بيئة الانواع المنتجة لثمار الجوز ذات العلاقة وطيدة مع الحيوانات الصغيرة التي تقوم بدفن الثمار خلال الخريف مسببتاً توزيع البذور وطراوة اغلفتها وتنضيدها خلال فترة الشتاء .

السكون الفسيولوجي PHYSIOLOGICAL DORMANCY

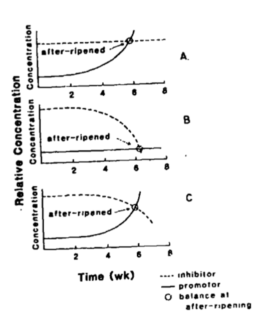
يشار احيانا الى السكون الفسيولوجي بسكون الجنين (Amen 1968) . وقد سمي ايضاً بالسكون العميق deep dormancy (Borriss 1949) . وفي السكون الفسيولوجي يكون الجنين غير ناضج فسيولوجياً . والعوامل المسببة لعدم نضج الجنين هي وجود مثبطات نمو وقلة في المواد او المركبات المشجعة للنمو او عدم وجود توزان مناسب بين هذين الهورمونين . وقد وجد بان حامض الابسيسيك (ABA) والكومارين coumarin ومثبطات اخرى (جدول ٩ ـ ٨) تشجع السكون . وقد تتواجد هذه العوامل في اغلفة البذرة او طبقة الأليرون او الجنين . وتؤدي المواد المشجعة للنمو (الجبريلينات والسايتوكاينينات) على زالة السكون من مجموعة واسعة من الانواع (جدول ٩ ـ ٧) .

ويوضح شكل (٩ ـ ١٥) نموذج نظري للتوازن بين مشجعات ومثبطات النمو على الانبات . ونسبة الى هذا النموذج يخصل الانبات عندما يصل التوازن الهورموني حداً حرجاً ويتم ذلك اما برفع مستوى المواد المشجعة للنمو او بخفض مستوى

جدول (٩ ـ ٨) مثبطات الانبات المتواجد طبيعياً في انواع نباتية مختلفة .

مثبط الانبات	النوع المنتج للمثبط	الجزء النباتي الحاوي على المثبط	ملاحظات
Amygdalin		البذور / عصير الثمار	يحوي على HCN
الامونيا	البنجر السكري	الاغلفة المحيطة بالبذور	يثبط انبات بذور السكر والبذور الاخرى
الاثيلين	الثمار الكلايمكتيرية	عصير الثمار	مثبطات غازية
زيت الخردل		البذور	مثبطات غازية
الاحماض العضوية	التفاح / ثمار الحمضيات	عصير الثمار	تاثير مباشر بدلاً من PH
اللاكتونات غير المشبعة	الخس	الاغلفة	الكوموورين
الالديهايد	بذور الذرة الصفراء غير الناضجة/ البازلاء/ اللوز المر	البذور	انتاج ظروف لاهوائية
الزيوت الاساسية	ثمار الحمضيات	قشرة الثمار	يمنع انبات بذور الحنطة
القلويات	التبغ / القهوة / الكاكاو	البذور / اجزاء النبات الاخرى	يحوي على النيكوتين والكافين وقلويات الكوكاثين على التوالي
الفينولات	الكشون ، السليم	البذور	مثبط الـ Tymol الاكثر فعالية

المصدر ، Evenari 1949



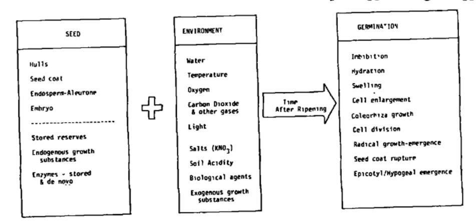
شكل (٩ ـ ١٥) نموذج لما بعد النضج في البذور نتيجة حصول توازن مناسب بين الهورمونات المشبعة للنمو والمثبطة له . A زيادة الهورمونات المشجعة للنمو مع بقاء الهورمونات المثبطة للنمو ثابتة . B نقص الهورمونات المثبطة للنمو (٢) زيادة الهورمونات المشجعة والمثبطة للنمو في وقت واحد .

مثبطات النمو . وقد اوضح Amen سنة ١٩٦٣ انه بالامكان كسر اغلب آليات السكون بالمواد المشجعة للنمو . ان حقيقة احلال معاملة البذور بالجبريلينات بدلاً من الاحتياجات الضوئية للكثير من الانواع التي تتطلب الضوء لاجل الانبات مثل بذور الخس والتبغ . ومتطلبات البرودة في الانواع التي تحتاج بذورها الى تنضيد (الشوفان البري وعدد من انواع الاشجار) تساند هذا الاستنتاج . وعادة ينخفض مستوى المواد المشجعة للنمو خلال تطور البذور بينما تزداد مثبطات النمو مثل حامض الابسيسيك ABA مؤدياً الى سكون البذور عند نضجها بسبب عدم التوازن الهورموني (شكل ٩ ـ ١٥) . وعادة تؤدي ظروف مختلفة خلال مرحلة قبل الحصاد الى عكس مايحصل في الحالة السابقة الذكر موضحاً عدم حاجة الكثير من الانواع الى الضوء والتنضيد خلال الخزن الجاف .

يعد الكومارين مثبط كيمياوي طبيعي في السكون الفسيولوجي كما وجد ايضاً بان حامض الابسيسيك ABA او dormin واللاكتونات غير المشبعة والقلويات والفينولات والاثيلين والامونيا والزيوت الاساسية وحامض الهيدروسيانيك والاحماض العضوية تسبب السكون، (Evenari 1949; Hay 1967) (جدول

٩ ــ ٨) . وتوجد مثبطات النمو المسيطرة على السكون في الجنين كما في عدد من بذور الحشائش او في اغلفة البذرة كما في بذور الخس والـ buckwheat . او في الثمرة كما في التفاح والطماطة . وقد وجدت درجات مختلفة من السكون في عشرة اصناف من الحنطة كان سببها مثبطات نمو قابلة للذوبان بالماء او الميثانول . وقد أختفت بعد شهر او اكثر من الخزن الجاف الدافئ (Ching and Foote 1961) ادى غسل او ازالة اغلفة البذرة الى زيادة انبات بعض انواع الحشائش . يرتبط السكون في بذور الذرة البيضاء مع الغلاف الثمري البني اللون الملتحم مع غلاف البذرة (Clark et al. 1968) . وقد ازيل مسبب السكون بمعاملات تخديش البذور او معاملتها بالماء الحار . وتحوي السويداء (الاندوسبرم) وطبقة الاليرون على عوامل السكون في بعض الانواع (Amen 1968) . ويحتوي الجنين والغلاف الثمري لبذور الرز البري على مستويات مثبطة من حامض الابسيسيك . وقد امكن ازالتها بخزن البذور لاكثر من ١٠٠ يوم بماء بارد (٣ مْ) (Albrecht et al. 1979)

ويبدو من المناقشة السابقة بان سكون البذور معقد جدا حيث تشرك به تراكيب عديدة في البذور . ومحفزات نمو بيئية . ومواد نمو داخلية ومركبات كيمياوية خارجية . واحتمال التداخل بين جميع هذه العوامل . ويوضح المخطط النموذجي في شكل (٩ ــ ١٦) هذا المفهوم . فعند عمل اربعة عوامل فقط ــ على سبيل المثال غلاف البذرة ودرجة الحرارة ومركب داخلي A ومركب خارجي B—12 ذو تأثير رئيسي . فقد يتسبب السكون من ٧٢ تداخل اولى او احتمال حصول ٨٤ عامل مسبب للسكون . وقد اوضح (Amen 1968) اسباب سكون بذور الخس المحصورة حديثاً :



شكل (٩ ــ ١٦) تراكيب البذرة والعوامل البيئية التي تؤدي الى ما بعد النضج . تتداخل عوامل البذرة والبيئة لتكوين آليات تؤدي الى سكون او انبات البذور .

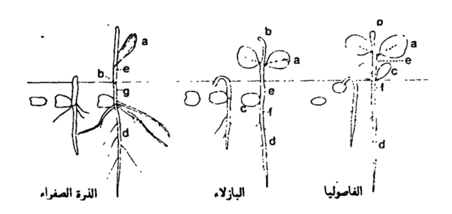
١ ـ بسبب وجود السكون الثانوي (يحتاج الى فترة بعد الحصاد) يحصل الانبات في مدى ضيق درجات الحرارة المنخفضة (١٥ ـ ٢٠ مْ) .
٢ ـ كان الانبات سريعاً عند مدى واسع من درجات الحرارة بعد فترة كافية من الخزن الجاف الذي ادى الى فقد السكون .
٣ ـ اصبحت البذور المتشربة للماء ساكنة (سكون ثانوي) عند تعرضها لدرجات حرارة عالية (٣٠ ـ ٣٥ مْ) .
٤ ـ لم يكسر الثانوي المحث induced والسماح للانبات بدون العودة الى مدى ضيق من درجات حرارة منخفضة .
٥ ـ نبتت البذور ذات السكون الثانوي او حتى السكون الحقيقي بسرعة عند تعرضها الى الاشعة الحمراء (Borthwick et al. 1954) او الى الجبريلينات (حامض الجبريليك الثلاثي)(Borriss 1967)
٦ ـ حصل انبات عند ازالة اغلفة البذرة .

لقد أدى معاملة بذور الخس المتشربة بالماء بالكومارين الى تشجيع السكون في البذور المنبتة (Sprouting seeds) وبحالة مشابهة الى درجات الحرارة العالية المسببة للسكون الثانوي (Nutue 1945) .
ان السكون الاولى (المتسبب اساساً اثناء تكوين وتطور البذرة) والسكون الثانوي او النسبي (الذي يتسبب بيئياً في البذور الناضجة الا ان للبذور قابلية للانبات في مدى ضيق من درجات الحرارة ١٥ ـ ٢٠ْم) او السكون الحقيقي كما عرفه Borriss سنة ١٩٤٩ (لا يحصل انبات حتى عند توفر درجات الحرارة المثالية) . جميع انواع السكون هذه تنظمها عوامل داخلية في البذرة كما انها قد تتسبب بعوامل بيئية .

البزوغ ونمو البادرات Emergence and Seedling Growth

تظهر البادرات فوق سطح التربة بطريقتين (١) البزوغ الهوائي *epigeal* (استطالة السويقة الجنينية السفلى (hypocotyl) وهو الجزي العلوي للجذير (٢) البزوغ الارضي hypogeal (استطالة السويقة الجنينية العليا epicotyl . السلامية او السلاميات الاولى) (شكل ٩ ـ ١٧) . تقع التراكيب التي تستطيل في البزوغ الهوائي والارضي مباشرة تحت وفوق عقدة الفلق cotyledonary node . على التوالي .

.وتظهر الفلقتان في البزوغ الهوائي فوق سطح التربة او الوسط / اما في البزوغ الارضي فان الفلقتان تبقى تحت السطح . ويكون انبات بذور فستق الحقل وسط



شكل (٩ ـ ١٧) البزوغ الارضي في الذرة الصفراء والبازلاء والبزوغ الهوائي في الفاصولياء . تراكيب البادرات ، (a) الورقة الاولى الحقيقية (b) البرعم القمي (c) الفلق (غير ظاهرة في بذور الذرة الصفراء) (d) الجذير (e) السويقة الجنينية السفلى (f) السويقة الجنينية العليا ، (g) السويقة الجنينية الوسطى .

بين النوعين وذلك لان الفلقتان تظهران فوق سطح التربة اذا كانت الزراعة غير عميقة وتبقى تحت السطح في حالة الزراعة العميقة نسبياً .

تبقى الفلقتان تحت السطح في بذور الحشائش (انبات ارضي) وتمتص الغذاء الاحتياطي المتحلل من السويداء . ويكون بزوغ بذور البزاليا pigeon pea و garden pea ارضي . وهو لا يشبه اغلب البقوليات الا ان عناصر الغذاء تؤخذ (تسحب) من الفلقتان كالعادة . وعلاوة على ان الفلقتان فوق سطح التربة توفر الغذاء المخزون فيها فهي ايضاً تحوي على البلاستيدات بصورة كثيفة . وهو عضو التمثيل وعادة تصل الفلقتان الشيخوخة بفترة قصيرة بعد البزوغ وتسقط بعد حوالي ثلاثة اسابيع .

حجم البذور والكثافة النباتية SEED SIZE AND DENSITY

يوجد ارتباط عالي بين حجم البذور ووزن البادرات فقد انتجت اثقل البذور ضمن مجتمع بذور الـ smooth bromegrass اقوى البادرات(Kalton et al. 1959) وعند زراعة البذور الكبيرة والصغيرة الماخوذة من نفس الحقل (Clark and Peck 1968) من الـ snap bean بعدد متساوي من البذور بالمتر الواحد لخط الزراعة . فقد انتجت نباتات معاملة البذور الكبيرة حاصلاً اعلى من نباتات معاملة البذور الصغيرة .

اما عند زراعة اوزان متساوية من البذور الصغيرة والكبيرة فقد اعطت البذور الصغيرة حاصلاً اعلى من حاصل نباتات البذور الكبيرة . لقد ادى تكوين عدد من الشقوق العريضة في اغلفة البذور الكبيرة الى خفض نسبة الانبات وبالتالي عدد النباتات بوحدة المساحة . ففي هذه الحالات اعطت البذور الكبيرة اقل حاصلاً من اقسام حجم البذور المستخدمة بالدراسة .

اظهرت بذور فول الصويا الماخوذة من مصادر مختلفة بان هناك علاقة موجبة بين حجم البذور والحاصل (Fehr and Probst 1971) . وفي دراسة اخرى حول فول الصويا وجد Smith و Casper سنة ١٩٧٥ بان البذور الكبيرة قد اعطت حاصلاً اعلى من عدد مساوي من البذور الصغيرة بينما لم تتغير الصفات الحقلية الاخرى بتغيير حجم البذور . وفي دراسة ثالثة حول فول الصويا وجد بان حاصل البذور الكبيرة كان اعلى معنوياً من حاصل البذور الصغيرة وكان هناك ارتباط موجب بين حجم البذور والبزوغ والمساحة الورقية وارتفاع النبات (Burriss et al 1973) . وكان معدل التمثيل الضوئي بوحدة مساحة الورقة من بادرات البذور الكبيرة التي عمرها سبعة ايام اعلى مما في البادرات النامية من بذور صغيرة . هذا وقد وجد Black في سنة ١٩٥٦ تاثير موجب لحجم البذور على حجم الفلقتين . ولاحظ بان زيادة عمق الحراثة قد خفض وزن بادرات البرسيم الارضي subterranean . الا انها لم تقلل مساحة الفلق (جدول ٩ ـ ٩) . وقد انتجت البذور الكبيرة ضعف مساحة الفلق مما في البذور الصغيرة وقدرة تمثيلية اعلى .

جدول (٩ ـ ٩) تاثير عمق الزراعة وحجم البذور على وزن البادرات ومساحة الفلق للنفل الارضي subterranean clover

حجم البذور وعمق الزراعة	الوزن (ملغم)	المساحة (ملم^{2})
بذور كبيرة		
١ / ٢ انج	٣,٣	١٦,٤
١/٤ ـ ١ انج	٢,٩	١٦,٣
٢ انج	٢,٥	١٦,٣
بذور زرعت على عمق ١ /٢ أنج		
صغيرة	١/٣	٧,٨
متوسطة	٢,١	١١,٨
كبيرة	٣,٣	١٦,٨

المصدر Black 1956

احياناً توضع بذور محاصيل العلف الصغيرة على عمق كبير بحيث يصعب بزوغها . هذا وان استخدام كميات بذار اضعاف المجتمع النباتي المتوقع هو تطبيق شائع الاستخدام لاجل التعويض عن البذور التي لاتنبت . وبالمقارنة نجد ان معدل الهلاكات المتوقعة يكون قليل في محاصيل الحبوب مثل الذرة الصفراء لذا يستخدم معدل بذار مقارب للمجتمع النباتي المطلوب .

لقد تاثر سلوك الذرة البيضاء بوقت مبكر من النمو بكثافة البذور اكثر من تاثيره بحجم البذور **(Maranville and Clegg 1977)**.

وقد تحسنت نباتات المحصول في نهاية الموسم بكثافة البذور . الا ان الحاصل النهائي لم يختلف بين حجم البذور او كثافتها (جدول ٩ ـ ١٠) وعموما فان الدلائل تشير بان البذور الكبيرة والكثيفة من المتوقع ان تعطي انبات واداء خضري جيد بوقت مبكر في موسم النمو . ولكن يبدو ان هذا التفوق يختفي في نهاية الموسم . ويكون الحاصل النهائي متساوي تقريباً .

وهناك عدد من التفسيرات التي تبدو انها معقولة لتوضيح تضارب نتائج الابحاث حول فوائد البذور الكبيرة على البذور الصغيرة .

١ ـ ان البذور الكبيرة في البقوليات تكون ذات جنين كبير وبالتالي فهي ذات فوائد بسبب الفلقتان الكبيرتان اللتان تبدان بمساحة ذات تمثيل صوئي اكبر (Black 1956, 1959) ان الـوزن النوعـي الورقـي (SLW) يكون عالي مما يؤدي الى تمثيل صوئي اكثر فعالية الا ان الفوائد البدائية سرعان ماتتلاشى بسبب عوامل اخرى مثل مقاومة التربة لبزوغ الفلق الكبيرة .

٢ ـ تحوي بذور الحشائش الكبيرة على غذاء احتياطي مخزون اكثر من احتواء البذور الصغيرة الا ان الزيادة في الغذاء الاحتياطي المخزون لهذه الانواع ذات اهمية قليلة او معدومة الى حين ان يصبح النبات معتمداً على نفسه في صنع الغذاء .

٣ ـ يبدو بان كثافة البذور مهمة . اي الحجم . لانها تعكس حجم الجنين و / او كمية العناصر المخزونة الا ان اغلب الدراسات قد إعتبرت حجم البذور بدل الكثافة لذا فان الدلائل قليلة حول فوائد كثافة البذور .

وضمن مدى معين لاغلب الاصناف المزروعة ولاغلب المحاصيل . ويبدو بان الفوائد التي يمكن الحصول عليها الناجمة من التاكيد على استخدام البذور الكبيرة او الصغيرة قليلة .

جدول (٩ ـ ١٠) تاثير حجم البذور وكثافتها على انبات وحاصل حبوب الذرة البيضاء .

حجم البذور او الكثافة	الانبات	وزن البذور	عدد النباتات النهائي	حاصل الحبوب
المقارنة	٧٦ ب ج	٢٤ ح	٦١ ب	٤٣١٥ أ
كبيرة	٨١ أ	٣١ أ	٦٤ ب	٤٣٢٠ أ
صغيرة	٧٤ ج	٢٣ د	٥٨ ب	٤٢٤٥ أ
ثقيلة	٨٠ أ ب	٢٥ ب	٧١ أ	٤٤٢٥ أ
خفيفة	٥٣ د	١٩ هـ	٦٣ ب	٤٢٨٠ أ

المصدر Maranville and Clegg 1977

ملاحظة أ ، ب ، ج ... الخ تشير الى المعنوية باستخدام اختبار دنكن متعدد المراحل .

الخلاصة

تعتبر البذرة من الناحية البايولوجية بوضية ناضجة ان جدارها يكون غلاف البذرة testa . اما بذور الحشائش المسماة بره (caryopsis) فهي عبارة عن ثمرة جافة ذات مبيض فردي وعند النضج يتحد جدار المبيض مع جدار البويضة ليكونا غلاف الثمرة pericarp . اما بذور الجزر والحسك فهي عبارة عن ثمرة جافة غير منفصلة (schizocarps) . تحوي على بذرتين اما بذرة عباد الشمس فهي ثمرة جافة غير منفصلة تحوي على بذرة واحدة حيث يكون الغلاف الثمري غير متحد مع غلاف البذرة (فقيرة achene)

ان بذور البنجر السكري ماعدا الاصناف ذات البذرة الواحدة . ذات ثمرة مجمعة aggregate fruits حيث تجف، لتكون البذرة seed ball .
تخزن بذور الحشائش النشاء والبروتين في السويداء endosperm والزيت في الجنين . بينما تخزن البقوليات الغذاء الاحتياطي في الفلقتان التي تمتص السويداء .

ان الغذاء الاحتياطي الرئيسي لحوالي نصف الانواع النباتية البقولية مثل اللوبيا والبقوليات البذرية الاخرى نشاء وبروتين . ان الاحماض الامينية لبروتينات البذور غير متوازن بسبب نقص اللايسين والتربتوفين او الميثويونين . لذا فان قيمته البايولوجية تكون منخفظة لتغذية الحيوانات ذات المعدة البسيطة monogastric (ومنها الانسان) مقارنة مع المادة الخضراء المنتجة من البذور . إن النشاء الموجودة في بذور الحشائش هو عادة أميلوبكتين هو النشاء السائد . وتشمل الكاربوهيدرات الاخرى في البذور لبعض الانواع على الهيميسيليلوز (المانونات والزايلانات) الصمغ والبكتين والسكريات . وتكون الليبدات المخزونة عادة على صورة كليسرات ثلاثية غير مشبعة او زيوت .

ان البروتين الرئيسي الموجود في بذور البقوليات هو الكلوبيولين (يذوب في الماء) اما البروتين الرئيسي في بذور محاصيل الحبوب فهو البرولامين (يذوب في الكحول) ولايحوي البرولامين على اللايسين والتربتوفين . وقد تحوي البذور على القلويات والفينولات واللاكتونات التي تعمل عادة كمثبطات للانبات (اليات السكون (dormancy mechanisms) .

يشمل انبات البذور (تمزق غلاف البذور وبزوغ الجذير) على تشرب الماء والامتصاص السريع للاوكسجين وتحلل المواد الغذائية المخزونة وتمثيل انسجة جديدة . ويتطلب الانبات الاوكسينات والجبريلينات والسايتوكاينينات اضافة الى

الاثيلين . وتحفز الجبريلينات اطلاق انزيمات التحلل . وبسبب اليات السكون فان البذور الحية قد لا تنبت بالرغم من توفر الظروف الملائمة للانبات وهي الظروف الملائمة لنمو البادرات . ويمكن ان يحدث السكون كما في منع غلاف البذرة لدخول الماء (بذور البقوليات) أو الاوكسجين (بذور بعض الحشائش) أو بواسطة مثبطات النمو . وعوامل السويداء أو الجنين والتي تشمل عادة على منظمات النمو . تفقد البذور قدرتها على الانبات وقوة البادرات بمرور الوقت وخاصة تحت درجات الحرارة العالية أو الرطوبة وان فقد الغزارة يكون اسرع من فقد القدرة على الانبات وهذا يؤدي الى اعطاء بادرات ضعيفة سريعة الاصابة بالامراض المنقولة عن طريق التربة .

ولاجل ان تنبت البذور فهي تتطلب الى الماء والاوكسجين ودرجة حرارة معتدلة . وتحتاج بعض الانواع ظروف خاصة لكسر طور السكون . اي حتى تكون بعد النضج (جاهزة للانبات) وذلك باستخدام معاملة او اكثر من المعاملات التالية : معاملة البذور بظروف رطبة وباردة لفترة زمنية كافية . المعاملة بظروف رطبة بوجود الضوء المعاملة بمواد كيمياوية وتشمل هذه على املاح الثيوريا او بيروكسيد الهيدروجيني والهورمونات ومنها الجبريلينات والاثيلين .

يعتبر الضوء المرئي في مدى الضوء الاحمر (٦٦٠ نانوميتر) من طيف الشمس اكثر فعالية في تشجيع الانبات . ويمكن ان يحل الضوء الاحمر والجبريلين ودرجات الحرارة المنخفضة كل بدل الاخر لكسر طور السكون في البذور التي تتطلب الضوء لاجل الانبات photoblastic مثل بذور الخس التي قد يحدث فيها السكون نتيجة عوامل بيئية او وجود سكون ثانوي هذا وتتطلب بعض البذور القيام بعملية التخديش scarification لاجل امتصاص الماء والاوكسجين كما ان بعضها يحتاج الى الغسل لازالة مثبطات الانبات الموجودة في غلاف البذرة . وقد يكون طول فترة حيوية البذور بضعة اسابيع او لفترة عدة قرون وذلك اعتماداً على شدة ونوع السكون وظروف الخزن . هذا وان التداخل بين تراكيب البذرة ومشجعات النمو والمثبطات مع العوامل البيئية يؤدي الى تكوين عدد من اليات السكون المعقدة .

ويكون بزوغ البادرات اما ارضي hypogeal (التوسع يكون تحت الفلق) وهوائي epigeal (التوسع فوق الفلقتان) . وبشكل عام تفضل البذور الكثيفة بزوغ البادرات والنمو لكنها قد تكون ذات تأثير سالب في بعض الحالات .

References المصادر

Abdul-Baki, A. A., and J. D. Anderson. 1970. Crop Sci. 10:31–35.
Abu-Shakra, S. S., and T. M. Ching. 1967. Crop Sci. 7:115–17.
Albrecht, K. A., E. A. Oelke, and M. L. Brenner. 1979. Crop Sci. 19:671–76.
Anslow, R. C. 1962. J. Br. Grassl. Soc. 17:260–63.
Amen, R. 1963. Am. Sci. 51:408–24.
______. 1968. Bot. Rev. 34:1–31.
Becquerel, M. P. 1934. C. R. Acad. Sci. [Paris] 199:1662–64.
Bewley, J. D., and M. Black. 1978. Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination, vol. 1. New York: Springer-Verlag.
Black, J. N. 1956. Aust. J. Agric. Res. 7:98–109.
______. 1959. Aust. J. Agric. Res. 8:1–14.
Black, M., and H. M. Naylor. 1959. Nature 184:468–69.
Bloor, W. R. 1928. Chem. Rev. 2:243–300.
Bonner, J., and J. E. Varner, eds. 1965. Plant Biochemistry. New York: Academic Press.
Borriss, H. 1949. Jahrb. Wiss. Bot. 89:254–339.
______. 1967. In Physiologie, Okologie, und Biochemie der Keimung, 1, ed. H. Borriss. Greifswald: Ernst-Moritz-Arndt Universitat.
Borthwick. H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole, and V. K. Toole. 1952. Proc. Natl. Acad. Sci. 38:662–66.
Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, E. H. Toole, and V. K. Toole. 1954. Bot. Gaz. 115:205–25.
Burriss, J. S., O. T. Edge, and A. H. Wahab. 1973. Crop Sci. 13:207–10.
Ching, T. M., and W. H. Foote. 1961. Agron. J. 53:183–86.
Ching, T. M., M. C. Parker, and D. D. Hill. 1959. Agron. J. 51:680–84.
Clark, B. E., and N. H. Peck. 1968. N.Y. Agric. Exp. Stn. Bull. 819.
Clark, L. E., J. W. Collier, and R. Langston. 1968. Crop Sci. 8:155–58.
Copeland, L. O. 1967. Principles of Seed Science and Technology. Minneapolis: Burgess.
Crocker, W. 1906. Bot. Gaz. 42:265–91.
Danielson, H. R., and V. K. Toole. 1976. Crop Sci. 16:317–20.
Daubert, B. F. 1950. In Soybeans and Soybean Products, ed. K. S. Markley. New York: Interscience.
Dexter, S. T. 1955. Agron. J. 47:357–61.
Dudley, J. W., and R. J. Lambert. 1969. Crop Sci. 9:179–81.
Early, E. B., and E. E. DeTurk. 1948. Proc. Am. Seed Trade Assoc. Chic., pp. 84–95.
Evenari, M. 1949. Bot. Rev. 15:153–94.
Fehr W. R., and A. H. Probst. 1971. Crop Sci. 11:865–67.
Flint, L. H., and E. D. McAlister. 1937. Smithson. Misc. Collect. 96:1–8.
Gadd, I. 1955. Proc. Int. Seed Test. Assoc. 23:41.
Grabe, D. F. 1956. Agron. J. 48:253–56.
Hay, J. R. 1967. In Physiologie, Okologie, und Biochemie der Keimung, 1, ed. H. Borriss. Greifswald, Ernst-Moritz-Arndt Universitat.
Hendricks, S. B., V. K. Toole, and H. A. Borthwick. Plant Physiol. 43:2023–28.
Jennings, A. C., and R. K. Morton. 1963. J. Biol. Sci. 16:318–31.
Khan, A. A., and N. E. Tolbert. 1965. Physiol. Plant. 18:41–43.
Kalton, R. R., R. A. Delong, and D. S. McLeod. 1959. Iowa State J. Sci. 34:47–80.
Kinzel, W. 1926. Frost und Licht, Neve Tabellen. Stuttgart: Eugen Ulmer.
Klingman, G. C., and F. M. Ashton. 1975. Weed Science: Principles and Practices. New York: Wiley.
Leopold, A. C., and P. E. Kriedemann. 1975. Plant Growth and Development. New York: McGraw-Hill.
McDonald, M. B., Jr., and A. A. Khan. 1977. Agron. J. 69:558–63.
Maranville, J. W., and M. D. Clegg. 1977. Agron. J. 69:329–30.
Martin, G. L., and M. E. Heath. 1973. In Forages, ed. M. E. Heath et al. Ames: Iowa State University Press.

Mayer, A. M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. The Germination of Seeds. New York: Macmillan.
______. 1967. In Physiologie, Okologie, und Biochemie der Keimung, 1, ed. H. Borriss. Greifswald: Ernst-Moritz-Arndt Universitat.
Meyer, B. S., and D. B. Anderson. 1949. Plant Physiology. New York: Van Nostrand.
Meyers, O., G. Gaffney, and D. Hall. 1979. Abstracts Ill. State Acad. Sci.
Morinaga, T. 1926. Am. J. Bot. 13:159–66.
Nutile, G. E. 1945. Plant Physiol. 20:433–42.
Ohga, I. 1926. Am. J. Bot. 13:754–59.
Osler, R. D., and J. L. Cartter. 1954. Agron. J. 46:267–70.
Olvera, E., S. H. West, and W. G. Blue. 1982. Submitted for publication.
Orthoefer, F. T. 1978. In Soybean Physiology, Agronomy, and Utilization, ed. A. G. Norman. New York: Academic Press.
Osborne, T. B. 1924. Monographs on Biochemistry: The Vegetable Proteins. 2d ed. London: Longmans, Green.
Poljakoff-Mayber, A., A. M. Mayer, and S. Zacks. 1958. Ann. Bot. n.s. 22:75–81.
Porsild, A. E., and Harrington, C. R. 1967. Science 158:113–14.
Rinker, C. M. 1954. Agron. J. 46:247–50.
Ryan, C. J. 1973. Annu. Rev. Plant Physiol. 24:173–96.
Simpson, G. M. 1978. In Dormancy and Development Arrest, ed. M. E. Cutter. New York: Academic Press.
Smith, A. K., and S. J. Circle. 1972. In Soybean Chemistry and Technology, ed. A. K. Smith and S. J. Circle. Westport, Conn.: AVI.
Smith, T. J., and E. M. Camper, Jr. 1975. Agron. J. 67:681–84.
Stone, J. F., and B. B. Tucker. 1969. Agron. J. 61:76–78.
Tilden, R. 1984. Ph.D. diss., University of Florida, Gainesville.
Toole, E. H., and S. Hendricks. 1956. Annu. Rev. Plant Physiol. 7:229–324.
Toole, V. K., and E. J. Koch. 1977. Crop Sci. 17:806–11.
Tukey, H. B., and R. F. Carelson. 1945. Plant Physiol. 20:505–16.
Van Overbeek, J. 1968. Sci. Am. 219:75–81.
Vegis, A. 1963. In Environmental Control of Plant Growth, ed. L. T. Evans. New York: Academic Press.
Wiesner, L. E., and R. C. Kinch. 1964. Agron. J. 56:371–73.

10

نمو الجذور Root Growth

تعد الجذور العضو الخضري الرئيسي الذي يجهز الماء والعناصر الغذائية والمركبات الضرورية لنمو وتكوين النبات . وبالرغم من هذه المساهمات الحيوية ففي اغلب الاحيان تهمل دراسة الجذور بسبب انها غير مرئية ولسوء الحظ انها « خارج روئية الانسان . ولا يتذكرها) .

ان دراسة الجذور نسبيا مقارنة مع تلك التي تجري لاعضاء النبات الاخرى ويعود ذلك بالدرجة الرئيسية الى الصعوبات التي تواجه تلك الدراسة ومع ذلك فهناك فرصة اكبر لتشجيع نمو النبات من تغير بيئة الجذور بدلاً من تغير بيئة الساق حيث من السهل نسبياً تحفيز حالات هواء وماء وعناصر بيئة الجذور *rhizosphere* بالعمليات الزراعية . ويمكن تأثير درجة الحرارة التربة بالحراثة والفرش النباتي mulching . وتغير الرطوبة بالري وحالة العناصر بالتسميد ومن جهة اخرى من المستحيل تغيير جو او بيئية سيقان نباتات المحاصيل . لذا يجب اعطاء اهتمام اكبر لدراسة الجذور مما هو عليه في الوقت الحاضر .

وظائف الجذور

ان نمو جذور نشطة وقوية تكون عادة ضرورية لغرض الحصول على نمو ونشاط جيد للاجزاء العلوية . وعندما تتضرر الجذور بالعوامل او المؤثرات البيولوجية او الفيزياوية او الآلية (الميكانيكية) فان وضيفتها تصبح ذات كفاءة اقل وبالتالي تنخفض كفاءة نمو الجزء العلوي للنبات ايضاً .

تقدم جذور النباتات بالوظائف المهمة التالية (Weaver 1926)

١ ـ الامتصاص
٢ ـ التثبيت
٣ ـ الخزن
٤ ـ النقل
٥ ـ التكاثر

كما انها ايضاً مصدراً رئيسياً لبعض منظمات نمو النبات . يحدث امتصاص الماء والعناصر الغذائية بصورة رئيسية خلال قمم وشعيرات الجذور . كما تقوم الاجزاء القديمة والثقيلة من الجذر بالامتصاص ايضاً . وتقوم الجذور القديمة بالوظائف الضرورية في نقل وخزن المركبات وبشكل مناظر لنقل المركبات من والى الاوراق بواسطة السيقان والافرع .

تـتبيت النبـات ضـد القوة المتأتية من الاجزاء الجانبية التي تتغلغل في مناطق التربة الكثيفة .

تعمل الجذور احياناً كعضو رئيسي لخزن الغذاء الاحتياطي وخاصة في نباتات ذات الفلقتين . إن جذور نباتات ذات الفلقتين مجهزة جيداً بخلايا القشرة واللب او انسجة برنكيمية (مثل البنجر السكري والجت ونباتات اخرى ذات جذور لحمية) . بالمقارنة نجد ان جذور الحشائش تكون رفيعة وذات قدرة خزنية قليلة . يمكن استعمال جذور نباتات عديدة في التكاثر بسبب قابليتها على تكوين افرع او تفرعات عرضية وخزن الغذاء الذي يعمل على دعم النمو الجديد . وان عدداً من انواع الادغال الخبيثة مشهورة في هذا النوع من التكاثر حيث انها تقاوم الابادة بالحراثة .

ويعتقد بان الجذور مصدراً رئيسياً لمنظمات النمو الجبريلينات والسايتوكاينيتات التي تؤثر على النمو الكلي للنبات وتكوينه (انظر الفصل السابع) .

تقنيات دراسة الجذور Root Study Techniques

ادى صعوبة دراسة الجذور الى تطوير عدد من التقنيات لتحسين الكفاءة . واساساً تستخدم طريقتين : طريقة الدراسة في الموقع والطريقة غير المباشرة مثل استخدام النظائر المشعة radioactive isotopes او المقتفيات الملونة dye tracings (MacKey 1980) .

١ ـ طريقة خندق مقد التربة TRENCH PROFILE METHOD

نشأت طريقة حفر خندق مقد التربة في الدراسة التقليدية للجذور التي اجراها Weaver (1926) ولازالت تستعمل مع بعض التحويرات (Kutschera 1960) وتشمل على حفر خندق عمودي في المرز او بجانب النبات الفردي ورسم خارطة او تصوير الجذور المرئية .

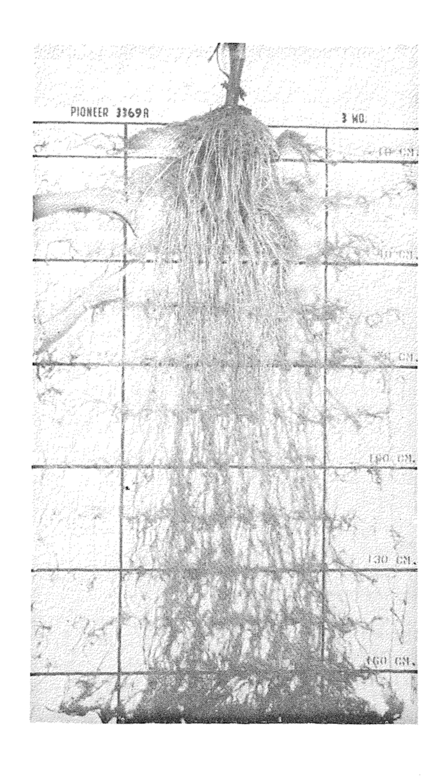
٢ ـ طريقة رفع قطعة تربة بلوحة المسامير
FRAMED MONOLITH AND PINBOARD METHOD

ان طريقة رفع قطعة كبيرة من التربة هي طريقة خندق مقد التربة قد حورت لقياب انتشار وتوزيع الجذور . حيث توضع المسامير في ثقوب على مسافات متساوية في اللوحة وتوضع ضد وجه الخندق لحصر الجذور في مقد التربة في المكعب . ويتم قطع قطعة كبيرة من التربة ورفعها من الخندق وبعد نقعها في الماء تغسل الجذور بعناية وتتحرر من التربة ويتم توضيحها وقياس طولها ووزنها والمقاييس الاخرى المطلوبة (Bohm et al. 1977) (شكل ١٠ ـ ١) . وتستخدم صبغة الـ Congo الحمراء اللون التي تسمح بتميز الجذور الحية عن الميتة وذلك بتلوينها .

وتوفر طريقة رفع قطعة كبيرة من التربة اجراء قياسات كمية الا انها مجهدة وتحتاج الى وقت طويل ومكلفة .

٣ ـ طريقة استنزاف رطوبة التربة
SOIL MOISTURE DEPLETION METHOD

يمكن قياس استنزاف رطوبة التربة مباشرة بالطريقة الوزنية *gravimetric* (وزن عينات التربة) او بواسطة المدس النيوتروني neutron probe وتشير هذه القياسات الى عمق فقد الرطوبة . وعادة تتعدى منطقة فقد الرطوبة عمق الجذور بحوالي ١٥ سم (Stone et al. 1976) بسبب انتقال الرطوبة في التربة . وتعد هذه الطريقة سريعة الا انها غير دقيقة في تحديد كثافة الجذور ومقاييس الجذور الاخرى بسبب ان معدل استخلاص الماء يعتمد ايضاً على حاجة التبخر وجهد ماء التربة والصفات الرطوبية للتربة .



شكل (١٠ ـ ١) النظام الجذري لنبات الذرة الصفراء (طريقة رفع قطعة تربة بلوحة المسامير) الجذور الملاحظة هي الجذور العريضة او الجذور العقدية اما الجذور البذرية فهي غير واضحة .

٤ ـ طريقة اخذ عينات اللب Core-Sampling Method

تزيل عينـات اللـب Core اجزاء تربة غير موزعة تحوي على الجذور من منطقة الجذور من مواقع محددة مسبقاً بالقرب من النبات او من خط الزراعة (Newman 1966) . ويستعمل عادة انبوب او دلو لاخذ العينات . ويتطلب عدة لبُاب cores من كل نقطة محددة في الدراسة . ويمكن ان تؤخذ العينات اليأ الا انها شبه كمية فقط **semiquantitative**.

٥ ـ طريقة الـ MINIRHIZOTRON

يمكن استعمال انبوب زجاجي وذلك بوضعه في مقد التربة بمساعدة ضوء ومرآة او كاميرا تلفزيونية لملاحظة نمو الجذور بجانب الزجاجة وان نتاج هذه الطريقة نوعية فقط . ان استعمال صندوق لزراعة النباتات مع جهة زجاجية مائلة او انابيب شفافة مائلة بمقدار ٢٠ ـ ٣٠ درجة من الوضع العمودي وتبقى مظلمة يمكن ان تشير الى معدل نمو وتعميق الانتشار عند ملامسة الجذور للزجاج والاستمرار بالنمو الى الاسفل .

٦ ـ طريقة النظائر المشعة RADIOACTIVE ISOTOPE METHOD

ان وضع النظير المشع ^{32}P على اعماق مختلفة يمكن ان يعطي دلالة على عمق الجذور وذلك من حساب وتسجيل امتصاص العنصر المشع . وان هذه الطريقة غير فعالة في تحديد كثافة الجذور . وهناك طريقة اخرى مشابهة تشمل على وضع اكياس بلاستيكية مثقبة تحوي على سماد نيتروجيني على اعماق مختلفة وملاحظة تغير محتوى النيتروجين في الاجزاء الخضرية ومقارنة نتائج الحاصل وخاصة مع نباتات الحشائش .

٧ ـ طريقة العلاقة (الومترى) ALLOMETRY METHOD

تفترض هذه الطريقة تناسب لوغارتمي لوزن اجزاء النبات وفي هذه الحالة نسبة الساق الى الجذر shoot-root (S-R) ratio . ويشير النمو الكبير للجزء العلوي للنبات الى نمو كبير للجذور ايضاً . وتعطي قياسات ارتفاع النبات صورة دقيقة عن عمق جذور فول الصويا في تربة خالية من الحواجز في ظروف الري أو المطر (Mayaki et al. 1976) . وكان عمق الجذور ضعف ارتفاع النبات في مرحلة النمو V_3

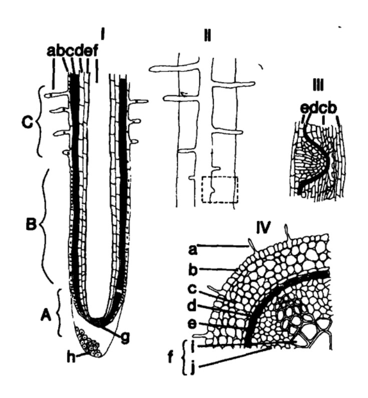
(مرحلة النمو الخضري بوجود ثلاثة اوراق منبسطة) واستمرت هذه العلاقة حتى تكوين القرنات عندما اصبح طول الجذر يساوي ١,٤ مرة بقدر ارتفاع النبات . وتحوي النباتات المروية على حوالي ١٥ ٪ جذور اكثر على اساس الوزن في منطقة صفر ــ ١٥ سم . هذا وكانت طبيعة جذور ٢٣ سلالة من الحشائش المعمرة ذات علاقة الومترية (Troughton 1956) . وقد تعطي هذه الطريقة نتائج مضللة في الترب الحاوية على حواجز حيث انها لا تغير نسبة الساق الى الجذر معنويا الا انها تغير موقع كتلة الجذور كثيراً (Taylor 1963)

وفي اغلب الدراسات يتم وصف الجذور بتسجيل اما الوزن الطري او الوزن الجاف . هذا ولا توجد علاقة جيدة بين وزن الجذور وامتصاص الماء والعناصر وهي الصفات الرئيسية المطلوبة في دراسات الجذور . ان الجذور الرفيعة والحديثة وهي اساساً منطقة الشعيرات الجذرية ذات فعالية عالية في امتصاص العناصر . أن الشعيرات الجذرية محدودة في منطقة صغيرة تتراوح من بضع مليمترات الى بضع سنتميرات على الاكثر من الجذر قرب القمة . وتتكون الشعيرات الجذرية مباشرة بعد استطالة خلايا البشرة epidermal cells . كان عدد ومعدل تكوين الشعيرات الجذرية اكثر عند درجة حرارة ٢٦ مْ من درجة حرارة ١٥ مْ . الا ان فترة حياتها كانت ٤٠ ــ ٥٥ ساعة لدرجتي الحرارة على التوالي (McElgunn and Harrison 1969) . وهذا يؤكد وجود معدل ثابت نوعاً ما لتكوين الشعيرات الجذرية للنوع المدروس . هذا ويعتمد طول منطقة الشعيرات الجذرية لحد ما الى التركيب الوراثي والبيئة . وان افضل تقدير لكفاءة امتصاص الجذور هو تحديد كثافتها ***root density*** (طول الجذر بحجم التربة) (Barley 1970) او بمساحة سطح الجذر بدلاً من طول الجذر (Barber 1978) .

نشوء الجذر ونموه Root Initiation and Growth

ينتج طول الجذر من استطالة الخلايا الموجود خلف المرستيم القمي ويتكون من العرض الاكثر من توسع الخلايا القمية مرستيم جانبي او يتكون كامبيوم cambium الذي ينشئ نمو ثانوي من مرستيم الكامبيوم . وان النمو الطولي للجذر او النمو المحيطي مشابهاً للنمو في الساق . الا ان التفرع الجانبي للجذور لا يشابهه التفرع الجانبي في الساق . الا انها تنشاء من الدائرة المحيطة pericycle من على عمق

من انسجة قديمة او متخصصة . ويختلف التكوين الشكلي كثيراً من سطح اصل الفروع من القمة في السـاق (شكل ١٠ ـ ٢) .



شكل (١٠ ـ ٢) مقطع طولي لجذر ذات الفلقتين . ١ ـ قمة الجذر ومناطق انقسام الخلايا (*A*) ، والاستطالة (*B*) ، والنضج (التميز) (*C*) . ١١ ـ مقطع الجذر الناضج مع جذور جانبية في مراحل تكوين مختلفة . ١١١ ـ مرستيم الجذر الجانبي ينمو من الدائرة المحيطة . ١٧ ـ مقطع عرضي لجذر حديث . الانسجة المتميزة ، شعيرة جذرية (*a*) ، البشرة (*b*) ، القشرة (*c*) ، القشرة الداخلية (*d*) ، الدائرة المحيطة (*e*) ، الاسطوانة الداخلية (*f*) ، مرستيم ذو مركز ساكن (*g*) ، قلنسوة الجذر (*h*) ، الخشب (*i*) ، اللحاء (*j*) .

وتوجد مقارنة تفصيلية للتكوين الشكلي بين الجذر والساق في جدول (١٠ ـ ١) . واعتماداً على فعالية انزيم الـ ATPase فانه يشير الى معدل ايضي عالي وهي صفة مميزة للمرستيمات . ويقع المرستيم تحت القمة على بضعة ميلمترات من قمة الجذر (شكل ١٠ ـ ٢) . لوحظ بان فعالية انزيم الـ ATPase في جذور فول الصويا تبدأ قرب القمة وتستمر الى مسافة 27.5 ملم . الا ان اقصى فعالية تكون عند مسافة 3.5 ملم (Travis et al. 1979) . وكانت اعلى استطالة للجذور في المنطقة بين ٥ ـ ١٥ ملم . وتشمل منطقة التخصص على الشعيرات الجذرية والخشب

جدول (١٠ ـ ١) مقارنة بين تكوين الساق والجذر

الساق	الجذر
مرستيم قمي	المرستيم تحت قمي
تظهر الاعضاء الجانبية بالقرب من المرستيم القمي	تظهر الاعضاء الجانبية بمسافة بعيدة عن المرستيم القمي
تظهر الاعضاء الجانبية من الطبقات السطحية	تظهر الاعضاء الجانبية من طبقات الانسجة الداخلية عادة من الدائرة المحيطة .
تتواجد العقد والسلاميات بسبب التكوين المنظم للاعضاء الجانبية	العقد والسلاميات غير موجودة
لا يكون الخشب الا بتدائي واللحاء الا بتدائي على نفس القطر	يكون الخشب الا بتدائي واللحاء الا بتدائي على اقطار متبادلة . وبشكل يشبه النجمة
يظهر الكامبيوم الوعائي من الخلايا البرنكيمية بين الخشب واللحاء الابتدائي	يظهر الكامبيوم الوعائي من كلا الخلايا البرنكيمية بين الخشب واللحاء الابتدائي ومن الدائرة المحيطة
تحوي البشرة على الثغور	لاتحوي البشرة على الثغور
تكون عادة الدائرة المحيطة غير موجودة في نباتات البذور	تكون عادة الدائرة المحيطة موجودة في نباتات البذور
تكون عادة القشرة الداخلية غير موجودة	دائماً تكون القشرة الداخلية موجودة
لا يوجد مركز سكون في المرستيم القمي	يوجد مركز سكون في المرستيم القمي

واللحاء والدائرة المحيطة والخلايا المتخصصة الاخرى وتبدأ في حوالي ١٥ الى ٢٥ ملم (شكل ١٠ ـ ٢) . وكلما كان نمو الجذور اسرع كلما كان طول منطقة التخصص اكثر .

وان الخلايا الجديدة من مرستيم الجذر القمي قد تنقسم اما الى توسع الجذر او تجديد قلنسوة الجذر root cap . وتلعب قلنسوة الجذر دوراً مهماً في حماية مرستيم الجذر من الضرر الفيزياوي خلال اختراق وتغلغل التربة ومن المحتمل انها

توجه اتجاه الجذر . وتقوم خلايا قلنسوة الجذر المنسلخة ايضاً بتزييت القمة النامية ، ومواد للاحياء المجهرية وهي مادة عضوية تضاف الى التربة . وتنتج قلنسوة الجذر ايضاً حامض الابسيسيك abscisic acid . وهو منظم نمو نباتي .

يختلف مرستيم قمة الجذر عن مرستيم قمة الساق بان فعالية الـ DNA والـ RNA والانقسام الخلوي mitotic تكون منخفضة نسبياً (Milthorpe and Moorby 1974) . وفي حالة تضرر قمة الجذر أو قطعها فان المنطقة الوسطى تكون مرستيم جديد وتعيد خاصية الانتحاء الارضي **(Geotropism)** خلال ٣٦ ساعة في ظروف درجة حرارة ملائمة (Clowes 1969) . ويمكن ان يستمر توسع الجذور وتجديد القلنسوة كما كان في السابق .

التوسع EXTENSION

ان مرستيمات الجذور قادرة على النمو بصورة مستمرة وغير محدودة والتي تؤدي الى توسع الجذور لفترات غير محدودة . وقد يحدث النمو خلال موسم النمو او لفترة اطول ، ويصل تغلغل الجذور الى مسافة ٢ متر في الموسم . وقد وجد بان الجذور المقطوعة تنمو لمدة ٤٠ الى ٥٠ اسبوع ولكن هذا فقط عندما يكون محتوى السكروز في الوسط الغذائي منخفض نسبياً وكذلك التغير في محلول الزراعة بصورة مستمرة (Street 1959) . وتشجع مستويات السكروز العالية على التعمير ageing ونقص توسع الجذور . وتستطيل جذور الحشائش (*Agropyron*) المتاقلمة للمناطق الجافة بمعدل يصل الى ١٥ سم بالاسبوع وكان هناك تبايناً كبيراً في طور الجذر الكلي بين الانواع بعد ٤٩ يوم .

وكما يلي (Kittock and Patterson 1959) : — *A. desertorum* ٧٣,٨ سم / و *A. intermedium* ٧٢,٥ سم و *A. cristatum* ٤٨,٩ سم ، وفسكو الطويل tall fescue (*Festuca arundinacea*) فقط ١٢,٢ سم . ان هذه القيم تعكس السيطرة الوراثية للاختلافات المورفولوجية التي تمنح الاختلافات في تحمل الجفاف . ويعتقد بان معدل نمو الجذور عادة ينخفض مع النضج . وفي فول الصويا كان طول الجذر الكلي بوحدة مساحة الورقة ٦٣٠ ملم / م٢ مساحة ورقية في مرحلة V_6 و ١١٩٠ ملم / م٢ في مرحلة $V_{12}R_2$ و ٣٤٥ ملم / م٢ في مرحلة $V_{15}R_5$ (Sivakumar et al. 1977) . وفي

دراسة اخرى ازداد طول الجذر لفترة ٧٠ ـ ٨٠ يوم ثم بقي ثابتاً الى ١٠٠ يوم ثم انخفض بعد ذلك **(Barber 1978)** . وبالرغم من ان كثافة الجذور قد تنخفض مع النضج ، الا ان تعميق الجذور يستمر في الزيادة من مرحلة R_7 في الفول الصويا **(Kaspar et al. 1978)**

ويظهر بان انخفاض كثافة الجذور خلال مرحلة امتلاء البذور في هذه الدراسات ذات اهمية فسيولوجية خاصة ، حيث يشير الى انخفاض امتصاص العناصر في وقت الحاجة القصوى لها . إن شيخوخه اجزاء النبات الخضرية واعادة توزيع العناصر ونواتج التمثيل الى الثمار قد تكون نتيجة منطقية او بسبب نقص نمو الجذور . ان فقد الجذور يعني فقد فعالية القمم والمرستيمات في الجذور وقد يصاحبه انخفاض في تصدير السايتوكاينين من الجذور الى السيقان . وقد يكون انخفاض السايتوكاينين الآلية المنظمة للشيخوخة .

الجذور الجانبية

كما شرح مسبقاً تنشأ الجذور الجانبية من مرستيمات الدائرة المحيطة وعلى مسافة عدة سنتمترات من قمة الجذر (شكل ١٠ ـ ٢) . ويخرق الجذر الجديد خلال القشرة الداخلية endodermis والقشرة cortex، حيث يؤدي الانقسام والتوسع الخلوي الى دفع قمة الجذر باتجاه سطح الجذر (Clowes 1969) . وفي ذوات الفلقتين تتكون الجذور الجانبية من النقطة المقابلة لنجمة الخشب *xylem star* (نمط تكوين الخشب في المقطع العرضي للجذر) . وتحوي نجمة الخشب في جذور البنجر السكري على نقطتين لذا فانها تحوي على جذرين فرعيين . اما نجمة خشب جذر فول الصويا فتحوي على اربعة نقاط لذا فتكون اربعة جذور عرضية . وفي جذور القطن تحوي نجمة الخشب على اربعة او خمسة او ستة نقاط (McMichell 1985 .

وتنظم عملية تكوين الجذور الفرعية وراثياً الا انها تتاثر بدرجة كبيرة بالعوامل البيئية . وينتج التنظيم الوراثي من ثلاثة عوامل :

١ ـ انتاج مثبط بيتا *β*-inhibitor في قمة الجذر الذي يقلل السيادة القمية (Street 1959; Clowes 1978) .

٢ ـ انتاج مركبات محفزة للنمو في الساق والتي تنتقل الى الجذور (مثل الاوكسين ، الثايمين ، حامض النيكوتين nicotinic acid والادينين) .

٣ ـ وجود توازن او تفاعل بين مركبات محفزات النمو ومثبطات النمو . يؤدي جرح او زالة قمة الجذر الى ازالة السيادة القمية وتشجيع تكوين الجذور الجانبية . ويحفز الاوكسين تكوين الجذور الجانبية على اقسام مقطوعة من جذر نبات field bindweed عند الزراعة على اوساط غذائية
(Westmore and Steeves 1971).

ويحفز ثاني اوكسيد الكاربون وحامض الجبريليك تكوين الجذور الجانبية والتي تعرف بتأثير سدادة القنينة "stoppered bottle" والذي يعتقد بان هذا يحدث بسبب انتاج الاثيلين (Street 1959) . هذا وقد يكون ذلك بسبب ثاني اوكسيد الكاربون .

التميز DIFFERENTIATION

تظهر اولاً الخلايا او الانسجة المتخصصة في القمة غير المتميزة في تكوين الشعيرات الجذرية وهو توسع جانبي لخلايا البشرة (شكل ١٠ ـ ٢) . وقد يصل طول الشعيرات الجذرية عدة مليمترات و ٢٠٠ شعيرة جذرية بكل مليمتر مربع . وان طول فترة حياة الشعيرة حوالي ٥٠ ساعة بدرجة حرارة معتدلة واقصر عند درجة حرارة اعلى (McElgunn and Harrison 1969) .

وتتكون منطقة شعيرات جذرية طولها بضعة سنتيمترات كلما ينتج جزء نمو جديد . هذا وتنتج الشعيرة الجذرية صمغ يجذب فعالية الاحياء . والمهم نظرياً هو ان الشعيرات الجذرية توفر مساحة سطحية كبيرة جداً تتعارض مع اسطح واحجام كبيرة من اقسام التربة المختلفة لامتصاص العناصر وعلى بضعة مليمترات من قمة الجذر تبدأ خلايا الـ amorphous بالاختلاف في الحجم والشكل والتركيب وتصبح متخصصة او متميزة وتحوي الاسطوانة المركزية او الوعائية على انسجة الخشب واللحاء وهي محاطة بطبقة واحدة من خلايا سميكة تسمى بالدائرة المحيطة *pericycle* وتكون خلايا القشرة cortex البرنكيمية رقيقة الجدران محصورة بين القشرة الداخلية endodermis من الداخل والبشرة epidermis من الخارج (شكل ١٠ ـ ٢) . وتملك جذور ذوات الفلقتين القدرة على النمو قطرياً من الكامبيوم الوعائي (جدول ١٠ ـ ١) . وقد وجد بان توازن الاوكسينات والسايتوكاينينات في قاعدة نهاية اجزاء جذور الفجل ضروري للسمك الثانوي من الكامبيون الوعائي (Torrey and Loomis 1967) .. وسواء كان الاوكسين

طبيعي ام صناعي (مثل (2,4-D وبالتعاون مع السايتوكانين كان فعالاً في تحفيز فعالية الكامبيوم الوعائي والسمك الثانوي . واضافة الى فقد الشعيرات الجذرية تفقد ايضاً اقسام الجذور القديمة المتخصصة قدرتها على الامتصاص وتصبح *suberized* (متشربة بمركبات فينولية) .

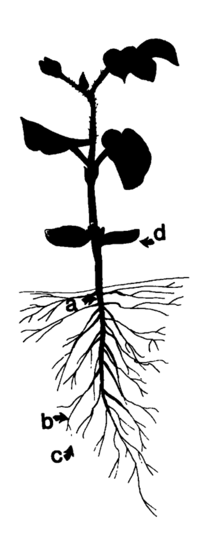
الانظمة الجذرية Root Systems

في الوسط المتجانس الخالي من معوقات الجذور وهذا نادراً او غير موجود في الطبيعة . يعطي نمو الجذر شكل هندسي شبه كروي او اسطواني او مخروط او مخروط مقلوب اعتماداً على التركيب الوراثي . ويشار الى هذا الشكل ومكوناته عند اية نقطة في دورة حياة النبات بالنظام الجذري . وتساهم عوامل عديدة في اختلاف الصفات الهندسية لانظمة الجذر مثل درجة الدقة وطبيعة التفرع والانتحاء الارضي . كما تؤثر عوامل التربة ايضاً بدرجة كبيرة على نمو الجذر وشكل النظام .

جذور ذات الفلقتين

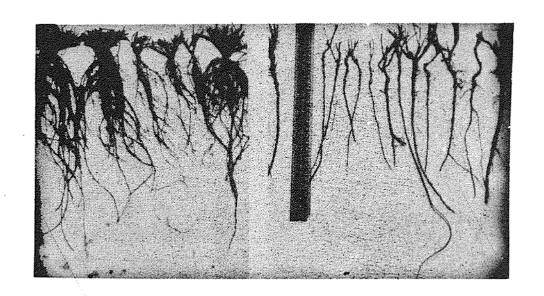
ان النظام الجذري في انواع ذات الفلقتين تحوي بشكل عام على جذر رئيسي كبير ذو انتحاء ارضي موجب مع تفرعات جانبية رفيعة (شكل ١٠ ـ ٣) وتزداد دقة (قلة في السمك) الافرع مع زيادة الترتيب . اي ان الافرع من الترتيب الرابع تكون اقل سمكاً من الافرع من الترتيب الثاني . واحياناً يكون الجذر الرئيس (الجذر الوتدي) ذو سمك ثانوي كبير بحيث يعرقل التفرعات الثانوية او الجانبية (مثل الجزر) . ويوجد بين نموذج الجذر الوتدي ونموذج النظام الليفي الجذري (مثل نباتات الحشائش) عدد من انواع الجذور الوسيطة (شكل ١٠ ـ ٤) . وتحوي عادة جذور بعض الانواع مثل الفجل والشلغم على انتفاخات كبيرة غير طبيعية او سمك ثانوي في منطقة السويقة الجنينية السفلى للجذر الرئيس . ويكون عادة انتفاخ الجذر الوتدي للبنجر السكري والجزر موزعاً على طول الجذر . وان المخروط المقلوب لهذه الجذور ذو قشرة سميكة متكيفة لخزن الكاربوهيدرات .

ويمثل الجت المحصول العلفي المعمر النظام الجذري الوتدي . بينما يكون نفل خف الطير نظام جذري متفرع نوعما (شكل ١٠ ـ ٥) . إن انظمة الجذر الوتدي المتفرع شائع في جميع البقوليات وذلك لانه يتحفز بحواجز التربة او الجروع او الاضرار الحاصلة لقمة الجذر الرئيسي .



شكل (١٠ ـ ٣) ساق بادرة نبات ذات الفلقتين ونظامها الجذري (فول الصويا) . الجذر الاولي (a) . الجذور الثانوية او الجانبية (b) . الجذور الرباعية (c) . الفلقتان (d)

شكل (١٠ ـ ٤) مقارنة انظمة جذور ثلاثة انواع ، A ـ نبات الحنطة ، B ـ النفل الابيض ، C ـ الجزر
(From Kutschera 1960)



شكل (١٠ ـ ٥) مقارنة انظمة جذور نبات نفل خف الطير (يسار) ، والجت (يمين) . يمثل نفل خف الطير جذر وتدي متفرع . والجت يمثل جذر وتدي غير متفرع .

وقد وجد ان الجذور الجانبية لفول الصويا في بداية الموسم تكون اقل تعمقاً من الجذر الرئيسي (Mitchell and Russell 1971) . وتكون الزاوية المتكونة بالجذور الجانبية والجذر المقابل منفرجة . وفي نهاية دورة النمو تصبح هذه الجذور والجذور المتكونة حديثاً ذات انتحاء موجب قوي وتنمو بصورة عمودية مكونة زاوية حادة مع الجذر الرئيسي . لقد وضح Mitchell and Russell (1971) تطور نبات فول الصويا (المجموعة الثانية) ونمط نمو جذورها في ولاية ايوا بالمراحل الثلاثة التالية :

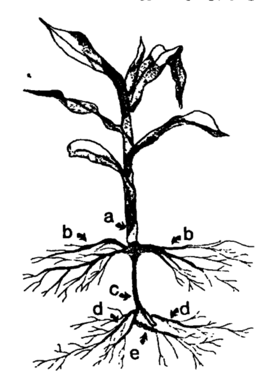
١ ـ مرحلة النمو الخضري من صفر الى ٣١ يوم . انتحاء ارضي موجب للجذر الرئيسي الى عمق ٥ ـ ٦٠ سم وتفرعات جانبية افقية بصورة رئيسية في الجزء العلوي (١٠ سم) من التربة .
٢ ـ مرحلة امتلاء القرنات من ٦٧ ـ ٨٠ يوم وتتكون تفرعات جانبية جديدة ذات انتحاء ارضي موجب . وتفرعات من الترتيب الثاني والرابع . وتتواجد العقد

الجذرية على الجذر الرئيسي والافرع الجانبية الخشنة . وان حوالي ٨٥ ٪ من وزن الجذر الكلي يكون من الـ ١٥ سم العلوي من التربة .

٣ ـ امتلأ القرنات السريع من ٨٠ ـ ١٠٠ يوم . ينخفض في هده الفترة نمو الجذر الرئيسي بينما يكون نمو الجذر الجانبي قوى ذو انتحاء ارضي موجب يصل الى عمق ١٣٠ ـ ١٨٠ سم . ويزداد وزن الجذر في الـ ٨ سم العلوية من التربة وكذلك اسفل الـ ١٣٠ سم منها .

جذور ذات الفلقة الواحدة

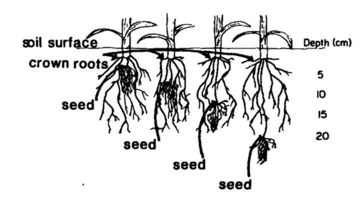
تكون جذور نباتات ذات الفلقة الواحدة (الحشائش) رفيعة او دقيقة ولاتحوى على الكامبيوم cambium للسمك الثانوي . ويطلق عليها بشكل عام مجموعة بالنظام الجذري الليفي fibrous root system . ويتكون نظام جذر ذات الفلقة الواحدة من نوعين من الجذور (شكل ١٠ ـ ٦) : ـ



شكل (١٠ ـ ٦) يبين مرحلتين لنظام جذر ذات الفلقة الواحدة (الذرة الصفراء) . a. غمد الرويشة . b جذور عرضية . السويقة الجنينية الوسطى (c) . جذور بذرية (d) . البذرة (e) .

١ ـ الجذور الابتدائية *Seminal roots* أو الجـذور البذريـة *seed roots* وهي تتكون عند تكوين الجذير radicle من العقدة الاولى (عقدة القصعة scutellar node)من محور جنين البذرة . وتبقى الفلقة scutellum والعقدة المقابلة في داخل البذرة لذا يطلق عليها جذور البذرة . وفي الحنطة تبقى العقدة الثانية او عقدة الرويشة coleoptilar, node وعقدة القطعة scutellar node في البذرة ، حيث يكون البزوغ من استطالة السلامية الثانية (انظر الفصل الحادي عشر) . وهكذا فان هذه العقدة تساهم ايضاً بعدد الجذور الابتدائية . وتشمل الجذور الابتدائية في الحنطة على الجذير ومن ١ ـ ٧ من الجذور المتكونة من عقدتي البذرة هذه . ويختلف عددها بشكل كبيراً باختلاف التركيب الوراثي . ويبدو بان الاختلافات في عدد الجذور الابتدائية تساهم في محاسن التكيف والمنافسة وخاصة في بعض البيئات (Pavlychenko 1937) .

٢ ـ الجذور العرضية Adventitious roots وتسمى ايضاً بالجذور العقدية roots *nodal,* او *coronal,* roots او الجذور التاجية *crown roots* وهي تتكون من العقد السفلية لساق الحشائش مباشرة تحت سطح التربة . وتنمو في الحشائش ٣ـ٦ عقد بدون سلاميات من التاج والتي تعطى جذور عرضية متلاحقة تسمى بالجذور التاجية . وحيث ان البزوغ في الحشائش يكون باستطالة السلامية الاولى او السويقة الجنينية الوسطى mesocotyl (شكل ١٠ ـ ٧) (في حالة الحنطة ، هي السلامية الثانية) . فان التاج يقع بالقرب من سطح التربة بالرغم من اختلاف عمق البذور أثناء الزراعة .



شكل (١٠ ـ ٧) جذور نبات الذرة الصفراء المزروعة على عمق ٥، ١٠، ١٥ و ٢٠ سم . لقد تكون التاج تقريباً على نفس العمق بغض النظر عن عمق الزراعة .

ويتوقف استطالة السويقة الجنينية الوسطى مباشرة من تحت سطح التربة بسبب ألية تنظيم الفايتوكروم phytochrome الضوء الاحمر في الرويشة البازغة . وفي الذرة الصفراء تتكون الجذور العرضية الهوائية aerial adventitious roots من العقدة الرابعة او من عقد اعلى منها فوق سطح التربة بمسافة وتسمى عادة هذه الجذور الهوائية (او الدعامية) brace, root او prop roots .

وجد ان الجذور العقدية الاولى التي تظهر في الحشائش تكون رفيعة وذات انتحاء ارضي موجب قليلة (Brouwer 1966) . وتنمو الى الاسفل بزاوية حوالي ٢٥ درجة مع الافق وتتفرع بكثافة. وتتكون الجذور العقدية التي تنمو لاحقاً اكثر سمكاً وذات انتحاء ارضي اكبر وعادة تنمو بزاوية حوالي ٤٥ درجة مع الافق . وتكون جذور العقدة الاخيرة خشنة وتنمو بصورة عمودية . وقد تنتج هذه الجذور الهوائية الخشنة افرع رفيعة عند دخولها التربة وتقوم بوظيفة الامتصاص والتثبيت. واظهرت بعض الدراسة (Mosher and Miller 1972) بان اتجاه نمو الجذور في الذرة الصفراء يرتبط بدرجة عالية مع حرارة التربة المحيطة بالبذرة وكانت زاوية نمو الجذير ٣٠ درجة (من الافق) عند درجة حرارة ١٨ °م و ٦١ درجة عند درجة حرارة ٣٦°م .

يعتمد مدى سمك جذر الحشائش على ترتيب اصل السلامية وفي حالة الجذور الجانبية على ترتيب التفرع . وتتكون من عقدة القصعة او العقدة الاولى جذور جنينية رفيعة جداً وتكون الجذور الفرعية المتكونة من العقدة اللاحقة اكثر سمكاً وقد يكون سمك الجذور الهوائية بمقدار عشرة مرات محيط دائرة الجذور الجنينية من جهة اخرى يكون ترتيب الافرع الجانبية اللاحقة من الجذر الرئيس معكوسة الترتيب من حيث الحجم وتصبح ارفع كلما ازداد ترتيب الفرع . وتكون الجذور الجانبية اطول اذا كان الجذر الرئيسي قصير والعكس صحيح .

مساهمة انظمة الجذور الجنينية والتاجية

ان السؤال حول مدة ومساهمة الجذور الجنينية للنظام الجذري الكلي لازال غير معروف الجواب . وبالرغم من الاعتقاد العام بأن الجذور الجنينية قصيرة الحياة ومساهمتها قليلة . الا ان بعض الدراسات اظهرت بأنها تبقى مدة طويلة وذات مساهمة كبيرة . ويعتبر كلا الرأيين صحيحين اعتماداً على النوع والبيئة . ولاحظ Pavlychenko (1937) في عدد من انواع حشائش الموسم البارد تحت الظروف البيئية في غرب كندا انه اضافة لكونها مهمة فهي النظام الجذري الرئيسي بسبب ان

الجذور التاجية لاتتكون في سنوات الجفاف . وقد اعزيت قدرة المنافسة المبكرة في الموسم الى تكوين الجذور الجنينية. على سبيل المثال . احتواء صنف الشعير 'Hannachen' بعمر ٨٠ يوم على ٦،٦ جذر جنيني بالنبات مقارنة مع ثلاثة جذور في الشوفان البري و ٤،٦ للحنطة . وكان الشعير الأكثر منافس من بين الانواع الثلاثة . وحتى في الترب الموبؤة بالشوفان البري يمكن توقع محصول جيد نوعماً من الشعير . والذي اعزاه Pavlychenko الى افضلية المنافسة المبكرة للشعير بسبب وجود عدد اكثر من الجذور الجنينية واخيراً في موسم النمو وبعد ٨٠ يوم اصبح عدد الجذور التاجية ١١ للشعير و ١٣ للحنطة مقارنة مع ١٧ للشوفان البري . وهو تحول في العدد وربما في القدرة على المنافسة . ولم يؤثر زرع النباتات على مسافات واسعة على عدد الجذور الجنينية . الا ان الزراعة الضيقة ادت الى تقليل عدد الجذور الرئيسية والافرع الثانوية على الجذور التاجية بدرجة كبيرة وانخفض الطول الكلي لجذور النباتات المزروعة سرباً على خطوط بدرجة كبيرة مقارنة مع النباتات المزروعة بصورة فردية بمسافات واسعة .

ولاحظ Boatwright and Ferguson (1967) ان تكوين الاشطاء وامتصاص الفسفور وحاصل البذور في الحنطة بوقت مبكر اكثر معنوياً اذا كانت النباتات تحوي على الجذور التاجية والجنينية . حيث ان ازالة اي منهما يقلل قيم هذه الصفات . ومع ذلك فان حاصل الحبوب اكبر من النباتات ذات الجذور التاجية لوحدها مقارنة مع النباتات الحاوية على جذور جنينية فقط . ان دور الجذور الجنينية في حشيش التيموثي grass timothy المعمر قليل . حيث ان اداء النباتات الحاوية على الجذور العرضية فقط مساوياً الى اداء النباتات الحاوية على الجذور الجنينية والجذور العرضية (Williams 1962) (جدول ١٠ ـ ٢) . وقد قيس قدرة امتصاص الجذور الجنينية بأنها ٥٠ مرة اكثر من قدرة امتصاص الجذور العرضية لذا نتوقع بأن الجذور الجنينية ذات اهمية وخاصة في مراحل النمو المبكرة .

ان اهمية الجذور الجنينية للحنطة وبعض انواع الموسم البارد اكثر وضوحاً حيث تتكون جذور جنينية اكثر بسبب ظهورها من استطالة السلامية الثانية كما سبق ذكره .

وهناك اتفاق عام بان الذرة الصفراء تحت الظروف الحقلية تكون جذور جنينية قصيرة العمر وذات مساهمة قليلة نسبياً للمجموع الكلي للجذر بسبب :

جدول (١٠ ـ ٢) انتاج المادة الجافة النسبي وكفاءة امتصاص العناصر للشطيء في نبات التيموثي .

	النظام الجذري ٪		
	كلاهما	الجذور البذرية	الجذور العرضية
المادة الجافة	١٠٠	١٠٠	١٠٠
النتروجين	١٠٠	٥٠	١٠٠
الفسفور	١٠٠	١٠٠	١٠٠
البوتاسيوم	١٠٠	١٠٠	١٠٠
الكالسيوم	١٠٠	١٠٠	١٠٠

المصدر ، Williams 1962 .

١ ـ ان السويقة الجنينية الوسطى mesocotyl تضمحل بعد عدة اسابيع عازلة الجذور الجنينية من النبات .

٢ ـ ان مدى وزن وحجم وطول الجذور العرضية كبير مقارنة بالجذور الجنينية .

ورغم ذلك فان الجذور الجنينية ضرورية للذرة الصفراء وخاصة لدعم النبات في المراحل المبكرة من النمو . هذا وان سمك او دقة الافرع الجنينية وعددها يقوم بكفاءة عالية في الامتصاص الضروري في مراحل النمو المبكرة .

كفاءة الجذور Root Efficiency

بينما تعد الجذورالقديمة حيوية للنبات، الا ان الامتصاص ينخفض بدرجة كبيرة بسبب (١) فقدان الشعيرات الجذرية (٢) تترسب عادة مركبات فينولية في الجذور القديمة . (٣) تحتل الجذور القديمة مناطق مكتشفة من التربة .

ان السبب الاخير صحيح بالنسبة للعناصر الغذائية الا انه قد لايكون صحيحاً بالنسبة للماء الذي يضاف باستمرار . وتتغلغل الجذور الجديدة سواءً كانت رئيسية او جانبية الى مناطق جديدة من التربة غير محتلة من قبل المجموع الجذري وتكون شعيرات جذرية جديدة وباعداد كبيرة مكونتاً سطح امتصاص كبير . واظهرت

براعم تاج الجذور فعالية مثالية في المواعيد المتعاقبة . والذي يعتقد بأنه يسبب فقدان نفاذية الجذور بسبب العمر و / او معوقات بيئية (Brouwer 1966) .

ومن ناحية عدد وطول وكثافة (طول الجذر سم / سم^3 تربة) والمساحة السطحية للشعيرات الجذرية . ويبدو بأنها اكثر مكون فعال في النظام الجذري في امتصاص العناصر (Jungk and Barber 1975) . الا ان الشعيرات الجذرية تكون قليلة تحت الظروف الطبيعية عندما تصاب الجذور بالجذور الفطرية mycorrhiza .

حيث تزيد شبكة خيوط mycelia الجذور الفطرية فعالية سطح الجذر وامتصاص العناصر لذا فان فقدان الشعيرات الجذرية الفطرية قد يكون غير مهم .

وقد تتغلغل الجذور الى طبقات تربة رطبة غير مستغلة والتي عادة يكون محتواها منخفض من العناصر الغذائية . ومن جهة اخرى فان الجذور الجديدة قرب السطح تجد محتوى عالي من العناصر الا انها في منطقة محتواها الرطوبي منخفض. وحيث ان العناصر المعدنية وخاصة النتروجين والفسفور تتركز في طبقة الحراثة فان النبات الذي يروى على فترات لايحتاج ان تتعمق جذوره كثيراً وبالحقيقة من الافضل استخدام نواتج التمثيل في تكوين الثمار ومنتجات الحصاد وتحت ظروف الري فان هذا عادة هو الحالة الطبيعية للتكوين .

العوامل المؤثرة على نمو وتوزيع الجذور

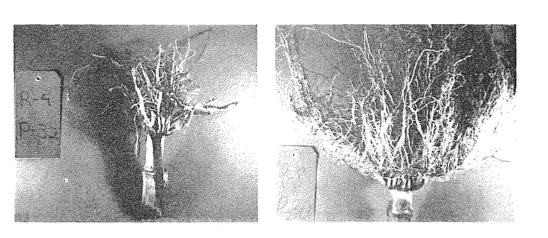
بالرغم من ان الاختلافات في طبيعة نمو الجذور وراثية الا انها ايضاً تتأثر كثيراً ببيئية التربة بشكل مباشر وغير مباشر . كما ان العوامل البيئية الموجودة فوق سطح التربة المؤثرة على نمو الساق وخاصة انتقال الكاربوهيدرات الى الجذور لها تأثير كبير على نمو الجذر كعوامل بيئة الجذور مثل الرطوبة ودرجة الحرارة ومستويات العناصر والمركبات السامة وضغط التربة والعوامل البيولوجية .

التركيب الوراثي GENOTYPE

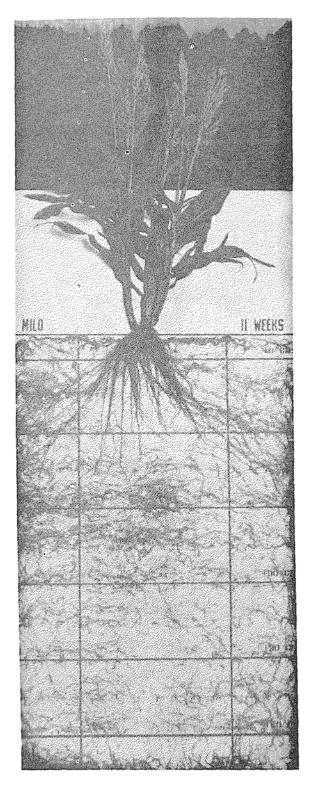
توجد اختلافات كبيرة في طبيعة نمو وتوزيع الجذور بين التراكيب الوراثية وهي ذات فرصة جيدة للتربية والانتخاب (MacKey 1980) . ويبدو بوضوح ان اغلب صفات الجذور تتوارث كمياً اي انها تنظم بعدد من الجينات ثم ان هذه

الاختلافات الوراثية تتداخل مع بيئة التربة . وقد تم ملاحظة اختلافات كبيرة ذات توريث عالي في نسبة الجذور الجانبية الى الجذور الرئيسية لسلالات الذرة الصفراء النقية (شكل ١٠ ــ ٨) . وان جذور الذرة البيضاء ذات تعمق اكثر مع تفرعات ثانوية اكثر (Weaver 1926) (شكل ١٠ ــ ٩) . يحوى صنف فول الصويا 'Harosoy على نظام جذري كثيف وضعف الجذور السطحية الموجود في الصنف 'Aoda' 1970) (Raper and Barber) . يختلف عمق توزيع الجذور كثيراً بين انواع المحاصيل العلفية . ان كتلة الجذور في حشيش البساتين (orchard grass) في الـ ١٠ سم العلوية من سطح التربة اقل بمقدار ٢٠ ــ ٣٠ ٪ ونسبة اعلى من كتلة الجذور في الجزء السفلي من التربة مقارنة مع الحشيش الازرق (blue grass) وحشيش الشليم المعمر (Troughton 1956)

ان اليات التنظيم الوراثي للجذور معقدة ولكنها كما في الساق فان منظمات النمو لها دور مهم . حيث تشجع الاوكسينات (IAA) نمو الجذور في التراكيز المنخفضة فقط (Vaadia and Itia 1969) ان الحاجة الى الاوكسين واضحة بعامل الورقة الى بعض انسجة الورقة وبراعم فعالة وذلك لانتاج مركب او مركبات مشجعة للنمو لها القدرة على الانتشار الى مناطق اخرى في النبات . ويؤدي عمل حلقات Girdling في اجزاء الساق الى ايقاف تأثير عامل الورقة (Hess 169) .



شكل (١٠ ــ ٨) أنظمة جذور سلالتين من الذرة الصفراء توضح الاختلافات الوراثية الكبيرة في أنظمة الجذور بين النوع .



شكل (١٠ ـ ٩) طبيعة نمو جذور الذرة البيضاء الحبوبية .

وقد تم عزل وتشخيص عامل مساعد لنمو الجذور وهو catechol و pyrogallol وتعمل هذه المركبات بالتعاون مع IAA لتشجيع نمو الجذور . يؤدي الاثيلين المنتج خلال الانبات في بعض الانواع الى ايقاف نمو الجذور (Nakayama and Shirmura 1973) كما ان السايوكينينات تثبط نمو الجذور (Hess 1969; Vaadia and Itia 1969) . وتكون جذور النباتات المعرضة للشد ذات محتوى قليل من السايتوكاينينات الذي يوضح بأن انخفاض محتوى السايتوكاينين وانخفاض تجهيزه للاوراق قد يساهم بشيخوخة وجفاف الاوراق المعرضة للشد . ويعمل الاوكسين والجبريلين والسايتوكاينين اما بصورة مستقلة او بالتعاون مع بعضها لتنظيم نمو الجذور في الفجل (Torrey and Loomis 1967) . ويبدو بوضوح بأن هورمونات النمو تحوى على الناقل او الرسل الكيمياوي "chemical messenger" الذي يعطي السلوك الوراثي للنبات .

التنافس بين النباتات PLANT COMPETITION

ان ميزة تنافس الشعير للشوفان البري يعود جزئياً على الأقل . الى العدد الكبير او كثافة الجذور الجنينية seminal root كما سبق توضيحه عند زراعة صنف الحنطة 'Marquis' على خطوط سرباً انخفض عدد للجذور التاجية بدرجة كبيرة . من ٧٣ الى ١٢ مقارنة مع النباتات المزروعة على مسافات اوسع . كما انخفض طول الجذر الكلي من ٧٠٠٠٠ ــ ٩٠٠ متر بالنبات . (Pavlychenko 1937) . هذا وان التنافس الناتج من الزراعة على مسافات ضيقة له تأثير قليل على الجذور الجنينة .

ادى زيادة الكثافة النباتية للذرة الصفراء من ١٢٠٠٠ ــ ٦٢٠٠٠ نبات / هكتار الى تقليل الوزن الجاف للجذر بمقدار ٧٢ ٪ (Norden 1964) . الا ان الوزن الكلي للنبات بالهكتار قد ازداد بزيادة الكثافة النباتية الى حوالي ٥٠٠٠٠ نبات / هكتار .

ويبدو ان قدرة تنافس العديد من الانواع يعود الى افراز مواد سامة او مركبات مثبطة بواسطة الجذور وهي ظاهرة تسمى *allelopathy* (Rice 1974) وتعتبر نباتات الفيسكو الطويل tall fescue وذات النمو الغزير والكثيف مقاومة عملياً للتغلب على الادغال والتي قد اعزيت الى كثافة الجذور المسببة الى تنافس جيد للجذور . وقد يكون تنافس الجذور عامل مؤثر مهم . لكن حديثاً تم توضيح بأن جذور الفيسكو الطويل تفرز مركبات كيمياوية allelopathic

(Wheeler and Young 1978) . وهكذا فإن جذور نباتات الفيسكو الطويل تفرز مركبات الـ (allelopathic) لتنافس الانواع الاخرى وليس نبات الفيسكو نفسه. مؤدياً الى تكوين كثافة نمو كبيرة من جذوره وبنفس الوقت يعيق او يوقف نمو النباتات الاخرى المنافسة .

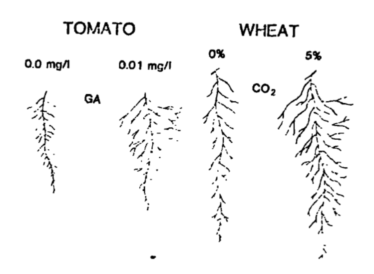
الحش او القطع DEFOLIATION

ان القول القديم (قطع السيقان هو قطع الجذور) قولاً صحيحاً . حيث ان الجذور تعتمد على السيقان في الحصول على نواتج التمثيل . ادى قطع الجزء العلوي لنباتات الحشيش السوداني على فترات متعددة على ارتفاع ١٠ سم الى تقليل وزن الجذور بمقدار ٨٥ ٪ . يؤدي قطع الجذور ايضاً الى تقليل نمو الجذور والجزء العلوي للنبات . فقد ادى الحش المتكرر على فترات الى تقليل وزن الجذور معنوياً لحشيش blue panicgrass (Wright 1962) . ويختلف تأثير الحش بين الانواع وهو ذو علاقة بكمية المساحة الورقية للتمثيل الضوئي المتبقية بعد الحش. والتي قد تحافظ على دليل مساحة ورقية حرجة (اعتراض ٩٥ ٪ من الضوء) . فمثلاً يمكن اجراء حش مستمر وعلى مستوى منخفض من سطح الارض للانواع ذات النمو المنخفض low-growing مثل حشيش بنتا الزاحف creeping bentgrass .

وتتصف معظم الانواع المعمرة في قدرتها على إستعادة نمو الجذور . أي الموت الرجعي الموسمي للجذور ومن ثم استعادة نمو جزأ من النظام الجذري عند حدوث اضرار الانجماد للسيقان والاوراق في الخريف تبقى منطقة الجذر دافئة وتجهز الغذاء للتنفس وبالتالي يستنفذ الغذاء المخزون ويحصل الموت الرجعي للجذور . ان الموت الرجعي الدوري الموسمي للجذور يفسر جيداً المحتوى العالي للمادة العضوية (الدبال humus) في المروج ذات الحشائش الطويلة . حيث تموت اجزاء النبات العلوية لانواع النامية في هذه الانظمة البيئية بالانجماد وتكون الجذور ذات محتوى غذائي مخزون قليل اما انواع الموسم البارد مثل حشيش البساتين فإنه قليل التعرض للموت الرجعي واستعادة النمو (Sprague 1933) ويبدو انه لايكون محتوى عالي في المادة العضوية (الدبال) بسرعة في التربة .

SOIL ATMOSPHERE جو التربة

ان جو الجذور لايشابه عادة جو السيقان حيث تختلف مستويات الاوكسجين وثاني اوكسيد الكاربون عن الهواء الخارجي وان كلاهما يؤثر بصورة مباشرة على نمو الجذور (شكل ١٠ ــ ١٠) . وعادة يتغير تأثير اي منهما بوجود الاخر (Geisler 1967) هذا وان غاز النتروجين غير فعال وليس له تأثير معروف سابقاً .



شكل (١٠ ــ ١٠) تأثير الجبريلين وثاني اوكسيد الكاربون على نمو جذور الطماطة والحنطة

(Street 1959, Brouwer 1966)

يعد الاوكسجين ضروري للعمليات الايضية التي تشمل على الامتصاص الحيوي والانتقال الحيوي في فول الصويا . لقد كانت متطلبات الاوكسجين وامتصاص العناصر اكثر في مراحل النمو الخضري من مراحل النمو التكاثري (Jones et al. 1978) . وادى زيادة الاوكسجين الى زيادة امتصاص الماء بجذور نباتات الشعير (Letey et al. 1965) . وهذا يوضح ان امتصاص الماء عملية حيوية أو ان الجذور الاضافية قد تحفزت بالاوكسجين . وتستطيع بعض الانواع مثل الرز امتصاص كمية كافية من الاوكسجين خلال الاوراق ونقلة الى الجذور خلال خلايا هوائية *aerenchyma* . لذا فان الاوكسجين ليس دائماً مطلوب في منطقة بيئة

الجذور . لقد لوحظ بأن الذرة الصفراء تملك هذه القابلية ايضاً .Jensen et al) (1964 . ولكن ليس بصورة كافية للنمو الطبيعي لفترة غمر طويلة . ان لوجود الاوكسجين في منطقة الجذور تأثير غير مباشر مثل تحفيز فعالية الاحياء المجهرية والتي بدورها تؤثر على ميسورية العناصر للجذور . ويعتبر بعض ثاني اوكسيد الكاربون مفيد لنمو الجذور (شكل ١٠ ـ ١٠) .

يحفز تركيز ثاني اوكسيد الكاربون المساوي الى ٢ ٪ او المعادل ١٠ مرات اكثر من تركيزه في الهواء الجوي نمو الجذور في نباتات الشعير والبزاليا . الا ان زيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون الى ٨ ٪ ادى الى توقف النمو الطولي للجذور Geisler) . 1967)

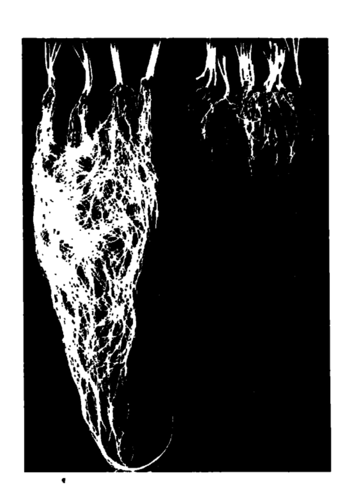
يعتمد تأثير ثاني اوكسيد الكاربون على الضغط الجزيئي للاوكسجين في جو الجذور . وبصورة عامة ان مستوى اوكسجين يعادل ١ / ٣ تركيزه في الهواء الطبيعي ٢١ ٪ اوكسجين كافي للنمو مالم يكن تركيز ثاني اوكسيد الكاربون عالي جداً .

حموضة التربة SOIL pH

لحموضة التربة خارج المدى ٥ ـ ٨ تأثير مباشر في اعاقة نمو الجذور وضمن هذا المدى كما يحدث في معظم الظروف الحقلية فان التأثير عادة يكون غير مباشر . ويؤدي *pH* التربة الاقل من ٦ الى زيادة ذوبان الالمنيوم والمنغنيز والحديد والتي قد تكون سامة ومحددة لنمو الجذور . لقد نجح مربوا النبات في انتخاب سلالات مقاومة للالمنيوم في عدد من المحاصيل (شكل ١٠ ـ ١١) . حيث تتحمل السلالات المقاومة للالمنيوم الـ pH العالي في منطقة الجذور المباشرة . وتختلف الانواع والاصناف في قدرتها على اثارة او تغير الـ pH في بيئة الجذور المباشرة او القريبة .(Olsen et. al. 1981)

درجة الحرارة TEMPERATURE

بصورة عامة تكون درجة الحرارة المثالية لنمو الجذور اقل من تلك للسيقان (Brouwer 1966) . وهي متماثلة مع النمو الطبيعي . ففي الربيع تكون درجات حرارة الجذور تحت النباتات اقل من درجات حرارة الاجزاء العلوية للنباتات وتختلف درجة الحرارة المثالية كثيراً بين الانواع وادى زيادة درجة الحرارة في الجذور باستخدام انابيب يمر فيها ماء حار الى تحسين نمو حشائش الموسم



شكل (١٠-١١) يبين الاختلاف في تحمل سلالتي الحنطة لعنصر الالمنيوم.

الحار مثل الحشيش السوداني اكثر من حشائش الموسم البارد مثل الفيسكو الطويل (Rykbost et al. 1975) . وقد اثرت درجة الحرارة على نمو الجذور اكثر من تأثيرها على نمو السيقان (Aldous and Kaufman 1979) وكان ارتباط اتجاه النمو عالياً بدرجة الحرارة كما ذكر مسبقاً.

خصوبة التربة SOIL FERTILITY

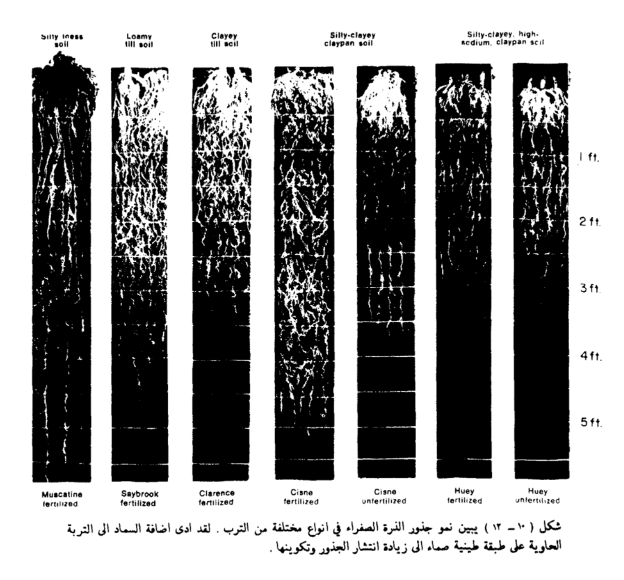
تحتاج الجذور الى كمية كافية من العناصر الغذائية لنموها وتكوينها كحاجة الاعضاء النباتية الاخرى لها. وبسبب ان الجذور تكون اقرب الى المصدر من السيقان فلها الفرصة الاولى في الحصول على العناصر الغذائية والماء. الا انها اخر من يحصل

على نواتج التمثيل المتكونة في السيقان . ولهذا السبب فان نقص الماء او العناصر الغذائية يؤثر عادة على الجذور بدرجة اقل من تأثيرها على الجزء العلوي للنبات (انخفاض نسبة الساق الى الجذر) مالم يكن العنصر القليل يتعارض مباشرة مع التمثيل الضوئي (مثل نقص الحديد الذي يقلل الكلوروفيل) . ويؤدي نقص الضوء الى التعارض مباشرة مع التمثيل الضوئي وبذلك تكون الافضلية للسيقان (زيادة نسبة السيقان الى الجذور)

وبصورة عامة يحسن التسميد القدرة الوراثية للجذور (شكل ١٠ ـ ١٢) . وتحاول جذور الذرة الصفراء الانتشار والتغلغل في المناطق الحاوية على المادة العضوية والسماد (مثل وضع السماد على شكل حزام band) (Duncan and Ohlrogge 1958) وخاصة اذا كان الحزام حاوي على النتروجين والفسفور . وقد اقترح (1966) Brouwer بان تحديد العامل هو ليس وجود عناصر السماد في بيئة الجذور فقط ولكن هي حالة العناصر الكلية للنبات . وقد تعمقت جذور الذرة الصفراء المسمدة الى مسافة ١,٧ متر في تربة Muscatine مقارنة مع ١,٤ مترللنباتات غير المسمدة (Fehrenbacher et al. 1969) (شكل ١٠ ـ ١٢) .

وقد تصاب الجذور التي تلامس حزام السماد باضرار وتتشوه وتكون اقصر من جذور النباتات غير الملامسة له (Isensee et al. 1966) ويتضح بان الجذور الجنينية وتفرعات الترتيب الاول تتشوه او تموت بحزام السماد او بمركبات كيمياوية اخرى اذ تواجدت بتراكيز كافية لانها تكون سامة . الا ان تفرعات الجذور من الترتيب الاعلى قد تنتشر وتتغلغل اكثر وذلك بانخفاض تركيز السماد بمرور الوقت .

يشجع مستوى النتروجين النمو العلوي مقارنة مع نمو الجذور . اي زيادة نسبة نسبة نمو السيقان الى الجذور (انظر الفصل الثامن) . لذا فان مستويات النتروجين العالية قد تشجع النمو العلوي ولا تستهلك الكاربوهيدرات المتوفرة . ويسبب زيادة النمو العلوي تظليل اكثر للاوراق السفلية والذي بدوره يزيد من تفاقم الحالة . علاوة على ذلك فان تجهيز كميات كبيرة من النتروجين تؤدي الى زيادة مستويات الاوكسين (Wilkinson and Ohlrogge 1962) والتي قد تثبط نمو الجذور . ومع ذلك فان السماد النتروجيني يزيد الوزن الجاف الكلي للجذور .



شكل (١٠ – ١٢) يبين نمو جذور الذرة الصفراء في انواع مختلفة من الترب . لقد ادى اضافة السماد الى التربة الحاوية على طبقة طينية صماء الى زيادة انتشار الجذور وتكوينها .

وتنتج عادة محاصيل الحبوب التي تحوي على مستوى عالي من النتروجين بوقت مبكر النمو ثم ينخفض تركيزه بتقدم موسم النمو مساحة ورقية كبيرة في بداية موسم النمو ويتم انتقال نواتج تمثيل اكثر الى الجذور في نهاية الموسم . لوحظ بان نباتات الذرة الصفراء المسمدة بالنتروجين تكون نظاماً جذرياً كبيراً وتستهلك ماء اكثر في ظروف الجفاف . ويبدو ان التسميد بالنتروجين يشجع تعمق ونمو غزير للجذور بوقت مبكر في موسم النمو وربما يكون ذلك بسبب زيادة المساحة الورقية وانتقال نواتج التمثيل بكميات اكثر لنمو الجذور .

تكون النباتات المسمدة بالفسفور جذوراً اكثر من النباتات غير المسمدة ، ومن المحتمل ان تكون هذا تأثير غير مباشر . حيث ان السماد الفوسفاتي يزيد اولاً التمثيل الضوئي والذي بدوره يزيد من نمو الجذور . ويحوي مستخلص جذور النباتات المسمدة بالفسفور على فعالية اوكسين اقل ونظرياً يقوم بتثبيط اقل من مستخلص الجذور من نباتات مسمدة بالنتروجين **(Wilkinson and Ohlrogge 1962)** . ومع ذلك فان الفسفور يسبب تأثير مباشر في انتشار وتغلغل الشعيرات الجذرية ولكن ليس من الضروري وجود الفسفور في منطقة النمو لتوفير نمو طبيعي للجذور **(Pearson 1966)** . وهذا يؤكد بان الفسفور في الترب التحتية ليس له فوائد في تشجيع تعمق الجذور على الفسفور الموجود في الطبقات السطحية من التربة .

اجريت دراسات عديدة لتقييم افضل نسبة للنتروجين ـ والفسفور N-P ratio في مخاليط التسميد وخاصة المستويات المضافة اثناء الزراعة .

وقد وجد بان نسبة ١ : ٥ نتروجين الى فسفور في حزام السماد بانها مثالية لنمو وتكوين جذور الذرة الصفراء **(Duncan and Ohlrogge 1958)**

ويبدو ان البوتاسيوم (K) ليس له تأثير مباشر على استطالة وتفرع الجذور . وقد يسبب قلة البوتاسيوم ضعف نظام النقل وترتيب غير جيد للخلايا وفقد نفاذية الخلايا . وبصورة عامة فان تأثير البوتاسيوم والاسمدة الاخرى اساساً غير مباشر وتؤدي الى زيادة نمو الجذور فقط بعد زيادة النمو العلوي للنبات .

كان العالم Weaver (1926) مهتماً بدراسة فوائد التسميد العميق في تحفيز نمو الجذور . وقد اعطت نتائج التجارب منذ ذلك الوقت نتائج سالبة وموجبة . ومع ذلك تجارب التسميد العميق اجريت عادة مع الحراثة العميقة ولم يتم فصل تأثير احدهما عن الآخر .

الماء

يعد الماء ضروري لنمو الجذور بدلالة حقيقة ان الجذور لاتستطيع النمو خلال طبقات التربة الجافة . الا ان الجذور تملك مايسمى آلية تنظيم جهد الماء حيث تتراكم المذيبات في القمة وترفع ضغط الانتفاخ turgor pressure والذي بدوره يحافظ على النمو لوقت غير محدود (Sharp and Davis 1979) لقد قلل جهد ماء التربة ووزن جذور حشيش blue panicgrass معنوياً (1962 Wright) وقل طول جذور فول الصويا معنوياً بجهد ماء اقل من – ٢ بار او ١٦ ٪ . (Sivakumar et al. 1977)

ويؤدي نقص رطوبة التربة الى تحوير نمط الجذور فقد وجد بان نسبة قليلة من مجموع الجذور في الطبقة السطحية (صفر – ١٥ سم) ونسبة اعلى في الطبقات العميقة (Mayaki et al. 1976) ويؤدي الري الى عكس هذا الاتجاه .

جدول (١٠ – ٣) تقدير كثافة الجذور لصنف التبغ 'Havanna' في تربة Merrimac الرملية الغرينية وعلاقتها بالضغط .

كثافة التربة الظاهرية (غم / سم ٣)	عدد الـ Cores الملاحظ فيها *		
	جذور عديدة	بعض الجذور	جذور قليلة أو غير موجودة
أقل من ١,٤٠	٣٠	٢	صفر
١,٤١ – ١,٤٤	٣	٤	٣
١,٤٥ – ١,٤٨	٢	٦	٣
١,٤٩ – ١,٥٢	٤	٧	١
١,٥٣ – ١,٥٦	١	٣	١
١,٥٧ – ١,٦٠	صفر	صفر	٥
اكثر من ١,٦٠	صفر	صفر	١١

المصدر : De Roo 1969 .

ملاحظة : البيانات ماخوذة من ٨٩ core جمعت خلال ثلاث سنوات عند الحصاد

القوى الآلية والفيزياوية Mechanical and Pyhsical Forces

يواجه نمو الجذور مقاومة آلية (ميكانيكية) من عدد من الحالات . مثل حجم الجزئيات وفقدان تجمع جزئيات التربة وقوة التربة وضغطها . يؤدي نقص المسامية او زيادة الكثافة الظاهرية الى نقص نمو الجذور (شكل ١٠ ـ ١٢) .

وكان تعمق وانتشار الجذور اكثر في الترب غير المثارة والمفككة من الترب ذات المحتوى العالي من الطين والكثافة الظاهرية العالية (Davis and Runge 1969)

ان نمو الجذور لايتقيد بدخولها الى الفراغات . ومع ذلك فان قوة التربة تؤثر على دخولها الى فراغات التربة . وادت كثافة التربة الظاهرية العالية في التربة الغرينية الرملية المضغوطة الى تقليل نمو الجذور في التبغ بدرجة كبيرة (جدول ١٠ ـ ٣) . ولوحظ بان جذور الذرة الصفراء قد تعمقت الى حوالي ٢ متر في تربة (glacial till) ذات النسجة الخشنة بينما نادراً ماتتعمق الى عمق متر واحد في تربة متوسطة النسجة (Pearson 1966) وادى تقليل الكثافة الظاهرية في تربة متوسطة النسجة من ١.٦٥ الى ١.٩٦ غم / سم٣ الى تقليل نمو جذور فول الصويا علاوة على تغير تشريح الجذور بزيادة سمك جدران الخلايا وشريط كاسبر (casparian trip) وتشوية وشلل القناة او الاسطوانة الداخلية (Baligam et. al. 1975) . ان مثل هذا التشوية التشريحي يشير الى اضعاف الامتصاص . وكانت كثافة جذور الذرة الصفراء والقطن مرتبطة بقوة التربة وكانت العلاقة بين كثافة الجذور وامتصاص رطوبة التربة علاقة خطية (Grimes et. al. 1975) يسبب سير الآلات الزراعية بين خطوط الزراعة الى ضغط التربة وتقليل جاهزية الماء (Nelson et.al. 1975) . حيث يؤدي سير الآلات الزراعية الأولي الى حصول اعلى نسبة من ضغط التربة . وسواءً كان التربة يقلل نمو الجذور وامتصاص الماء بالمقاومة الآلية (الميكانيكية) او تقليل نمو الجذور بسبب تقليل جاهزية الاوكسجين او تقليل امتصاص الماء الحيوي بسبب تقليل الاوكسجين وزال غير واضحاً . وقد اعزى بعض الباحثين تحديد نمو الجذور في الترب المضغوطة الى المقاومة الآلية (Phillips and Kirkham 1962) .

وقد ذكر باحثون آخرون بان قلة الاوكسجين اضافة الى المقاومة الآلية تسبب اعاقة نمو الجذور (Richman et.al. 1966) . وبينما يؤثر كلا العاملين بشكل مباشر او غير مباشر . يبدو ان تحديد جاهزية الاوكسجين اكثر اهمية في مدى واسع من الظروف (Bertrand and, Kohnke 1957) . وتبقى الحقيقة

بان قلة المسامية او الكثافة الظاهرية العالية بسبب ضغط التربة تسبب اعاقة نمو الجذور ووظيفتها . وقد اجريت دراسات عديدة لطرق تكسير او ازالة التربة المضغوطة او الطبقة الصلبة او الصحن الصلب الا ان النتائج كانت متغايرة والفائدة عادة لفترة قصيرة فقط .

الخلاصة

يعد النمو الغزير والقوي للجذور ضرورياً عادة لنباتات المحاصيل لانتاج حاصلاً عالياً . تقوم الجذور بوظيفة امتصاص الماء والعناصر الغذائية وتثبيت النبات والنقل والخزن والتكاثر ومصدراً لهورمونات النمو . وينظم نمو الجذور وراثياً وتختلف كثيراً بين الانواع المختلفة . كما تؤثر عليها العوامل البيئية .

ان حفر التربة لدراسة الجذور يكون عادة غير بناء ومجهد لذا فان ابحاث دراسة الجذور محدود اكثر من تلك التي تجري على اجزاء النبات الهوائية العلوية وقد طورت طرق ملائمة لدراسة صفات ونمو الجذور الا ان لكل منها معوقات خاصة بها .

يتكون النظام الجذري في ذات الفلقتين من تطور ترتيب التفرعات ابتداء من الجذر الرئيسي ويتكون النظام الجذري لذات الفلقة الواحدة من حالتين (١) الجذور الجنينية او جذور البذرة والذي قد يكون مرحلي او وقتي . (٢) الجذور العريضية او العقدية .nodal والجذور التاجية التي تنشاء من عقد على التاج وتشكل المكونات الاساسية للنظام الجذري وتتكون الفروع في كلا النوعين من واحد الى عدة ترتيبات والجذور التاجية تتكون من عقد الساق (التاج crown) التي تقع مباشرة تحت او قرب سطح التربة . وعادة تكون جذور ذات الفلقة الواحدة رفيعة ووظيفتها قليلة في خزن الغذاء .

تنشاء الافرع الجانبية في جذور ذات الفلقتين والفلقة الواحدة من مرستيمات الدائرة المحيطة pericycle . وتختلف طبيعة نمو الانتحاء الارضي للجذور باختلاف الانواع وترتيب الافرع وعمر النبات . ويكون اتجاه الافرع الجانبية اكثر افقياً وانتحاء ارضي موجب اقل من الجذر الرئيسي الا انه بالامكان تحفيز الاستجابة للانتحاء الارضي لحد ما بدرجة حرارة التربة . ويكون الامتصاص مقتصراً على الجذور الحديثة وخاصة امتصاص العناصر ويحصل اساساً في منطقة الشعيرات الجذرية . وتفقد الجذور القديمة شعيراتها الجذرية وتصبح مغلفة بمركبات فينولية او فلينية ..

وتؤثر عوامل التربة مثل الكثافة الظاهرية والماء والاوكسجين والعناصر الغذائية والـ PH. ودرجة الحرارة والمواد السامة كثيراً على نمو الجذور . كما ان نمو الجزء العلوي للنبات وجاهزية نواتج التمثيل ضرورية ايضاً . ان ضغط التربة والعوامل المؤدية الى زيادة الكثافة الظاهرية يزيد من اعاقة نمو الجذور ويقلل الاوكسجين

او نسبة الاوكسجين الى ثاني اوكسيد الكاربون والتي تؤثر على نمو الجذور بدرجة كبيرة ويؤدي التنافس على المكان (الضوء) والحش الى تقليل نواتج التمثيل المتيسرة لنمو الجذور .

المصادر :

References

Aldous, D. E., and J. E. Kaufmann. 1979. Agron. J. 71:545–47.
Baligar, V. E., V. E. Nash, M. L. Hare, and J. A. Price, Jr. 1975. Agron. J. 67:842–44.
Barber, S. A. 1978. Agron. J. 70:457–61.
Barley, K. P. 1970. In Advances in Agronomy, vol. 22, ed. N. C. Brady. New York and London: Academic Press.
Bertrand, A. R., and H. Kohnke. 1957. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 21:135–40.
Boatwright, G. O., and H. Ferguson. 1967. Agron. J. 59:299–302.
Bohm, W., H. Maduakor, and H. M. Taylor. 1977. Agron. J. 69:415–19.
Brouwer, R. 1966. In The Growth of Cereals and Grasses, ed. J. D. Ivins and F. L. Milthorpe. London: Butterworth.
Clowes, F. A. L. 1969. In Root Growth, ed. W. J. Whittington. London: Butterworth.
______. 1978. Ann. Bot. n.s. 42:801–6.
Cormack, R. G. H. 1962. Bot. Rev. 28:446–64.
Davis, R. B., and E. C. A. Runge. 1969. Agron. J. 61:518–21.
De Roo, H. C. 1969. In Root Growth, ed. W. J. Whittington. London: Butterworth.
Duncan, W. G., and A. J. Ohlrogge. 1958. Agron. J. 50:605–8.
Fehrenbacher, J. B., B. W. Ray, and J. D. Alexander. 1969. Crops Soils 21:14–18.
Geisler, G. 1967. Plant Physiol. 42:305–7.
Grimes, D. W., R. J. Miller, and P. L. Wiley. 1975. Agron. J. 67:519–23.
Hess, C. E. 1969. In Root Growth, ed. W. J. Whittington. London: Butterworth.
Isensee, A. R., K. C. Berger, and B. E. Struckmeyer. 1966. Agron. J. 58:94–97.

Jensen, C. R., J. Letey, and L. H. Stolzy. 1964. Science 144:550–52.
Jones, C. A., A. Reeves III, J. D. Scott, and D. A. Brown. 1978. Agron. J. 70:751–55.
Jungk, A., and S. A. Barber. 1975. Plant Soil 42:227–39.
Kaspar, T. C., C. D. Stanley, and H. M. Taylor. 1978. Agron. J. 70:1105–7.
Kittock, D. L., and J. K. Patterson. 1959. Agron. J. 51:512.
Kutschera, L. 1960. Wurzelatlas Mitteleuropäischer und Ackerunkrauter und Kulturpflanzen. Frankfurt: DLG-Verlags-GmbH.
Letey, J., W. F. Richardson, and N. Valoras. 1965. Agron. J. 57:629–31.
McElgunn, J. D., and C. M. Harrison. 1969. Agron. J. 61:79–81.
MacKey, J. 1980. In Plant Roots: A Compilation of Ten Seminars. Iowa State University, Ames, unpublished.
Mayaki, W. C., I. D. Teare, and L. R. Stone. 1976. Crop Sci. 16:92–94.
McMichell, B. L. 1983. Personal communication.
Milthorpe, F. L., and J. Moorby. 1974. An Introduction to Crop Physiology. London: Cambridge University Press.
Mitchell, R. L., and W. J. Russell. 1971. Agron. J. 63:313–16.
Mosher, P. N., and M. H. Miller. 1972. Agron. J. 64:459–62.
Nakayama, M. K., and Y. O. Shirmura. 1973. Proc. Crop Sci. Soc. Jpn. 42:493.
Nelson, W. E., G. S. Rahi, and L. Z. Reeves. 1975. Agron. J. 67:769–72.
Newman, E. I. 1966. J. Appl. Ecol. 3:139–45.
Norden, A. J. 1964. Agron. J. 56:269–73.
Olsen, R. A., R. R. Clark, and J. J. Bennett. 1981. Am. Sci. 69:378–84.
Pavlychenko, T. K. 1937. Ecology 18:62–79.
Pearson, R. W. 1966. In Plant Environment and Efficient Water Use, ed. W. H. Pierre et al. Madison, Wis.: American Society of Agronomy and Soil Science Society of America.
Phillips, R. E., and D. Kirkham. 1962. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 26:319–22.
Raper, C. D., Jr., and S. A. Barber. 1970. Agron. J. 62:581–84.
Rice, E. L. 1974. Allelopathy. New York: Academic Press.
Rickman, R. W., J. Letey, and L. H. Stolzy. 1966. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30:304–7.
Rykbost, K. A., L. Boersma, H. J. Mack, and W. E. Schmisseur. 1975. Agron. J. 67:733–38.

Sharp, R. E., and W. J. Davis. 1979. Planta 147:43–49.
Sivakumar, M. V. K., H. M. Taylor, and R. H. Shaw. 1977. Agron. J. 69:470–73.
Sprague, H. B. 1933. Soil Sci. 36:189–209.
Stone, L. R., I. D. Teare, C. D. Nickell, and W. C. Mayaki. 1976. Agron. J. 68:677–80.
Street, H. E. 1959. In Root Growth, ed. W. J. Whittington. London: Butterworth.
Taylor, H. M., and H. R. Gardner. 1963. Soil Sci. 96:153–56.
Torrey, J. G., and R. S. Loomis. 1967. Am. J. Bot. 54:1098–1106.
Travis, R. L., S. Geng, and R. L. Berkowitz. 1979. Plant Physiol. 63:1187–90.
Troughton, A. 1956. J. Br. Grassl. Soc. 11:56–65.
Vaadia, Y., and C. Itia. 1969. In Root Growth, ed. W. J. Whittington. London: Butterworth.
Ward, K.J., B. Klepper, R. W. Rickman, and R. R. Allmaras. 1978. Agron. J. 70:675–77.
Weaver, J. E. 1926. Root Development of Field Crops. New York: McGraw-Hill.
Westmore, R. H., and T. A. Steeves. 1971. In Plant Physiology: A Treatise, ed. F. C. Steward. New York and London: Academic Press.
Wheeler, G. L., and J. F. Young. 1978. Ark. Farm Res., p. 6.
Wilkinson, S. R., and A. J. Ohlrogge. 1962. Agron. J. 54:288–91.
Williams, D. 1962. Ann. Bot. n.s. 26:129–36.
Wright, N. 1962. Agron. J. 54:200–202.

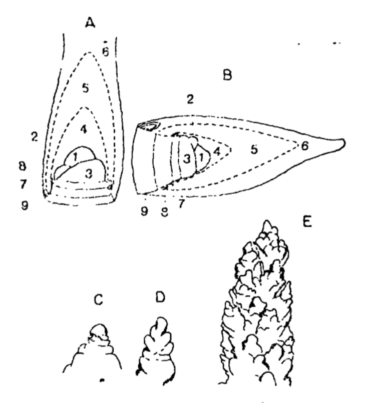


النمو الخضري
Vegetative Growth

تعـد الاوراق المحمولـة علـى السـيقان والافـرع مصانـع الكاربوهيدرات فـي نباتات المحاصيل . وهي ضرورية لاعتراض وتحويل الطاقة الضوئية بعملية التمثيل الضوئي للنمو والحاصل . والاوراق ايضاً مصدراً للنيتروجين للاثمار وهي تحركه وتعيد توزيعه الى الثمار .

ان اصل الاعضاء الخضرية (تشمل البراعم والاوراق والسيقان) من براعم السيقان القمية والجانبية ويبدا مع محور الجنين في البذرة . وتقع البراعم الجانبية او الابطية في اباط الاوراق . ويمكن ان ينشأ نمو جديد من براعم عرضية adventitious buds التي قد تتكون من كامبيوم الساق او الدائرة المحيطة pericycle. في الجذور .

وبغض النظر عن النوع والاصل فان البراعم متشابهة من الناحية الشكلية (المورفولوجية والوظيفية) (شكل ١١ ــ ١) . ويمكن اعتبارها سلسلة من وحدات تركيبية تختلف في درجة تركيبها من القاعدة الى القمة **(*acropetally*)**. وكل له تحت الوحدات التركيبية الفايتومر ***phytomer,*** وهو نبات القياس (النبات القياسي) يتكون من ثلاثة أجزاء هي : (١) عقدة الساق والسلامية . (٢) الورقة (٣) البرعم الابطي . وفي بعض الانواع تحوى الفايتومترات **phytomers** الناضجة على منشأ الجذور . وتتكون الفايتومر من القاعدة الى القمة وبصورة غير محددة . الا ان نشوء الاعضاء الزهرية يوقف نمو الوحدات التركيبية الخضرية . وكما شرح مسبقاً . تتحور المكونات الخضرية وتصبح جزءاً من النورة الزهرية . وفي الحشائش المعتدلة يعتبر نشوء التزهير ايضاً اشارة الى ابتداء استطالة الساق (السلامية) الذي يبعد الاوراق عن بعضها ويرفع ويعرض النورة الزهرية الى الطاقة الشمسية ــ البيئة الغنية على ارتفاع معين فوق سطح الاوراق .



شكل (١١ ـ ١) براعم خضرية وزهرية نموذجية لنبات نجيلي (حشائش).
A. ـ برعم ساق هوائي او قمة شطئي tiller. B ـ قمة برعم ساق ارضي او فرع ساق ارضي. C. ـ قمة الساق الخضري لنبات الشوفان. D. ـ بداية تكوين النورة الزهرية للشوفان في مرحلة ستة اوراق E في A و B تراكيب شكلية متماثلة. (١) قمة منطقة النمو (٢، ٣) منشئات الاوراق. (٤ و ٥) اوراق حديثة متوسعة في الساق الهوائي أو الارضي (٦) غمد ورقة ناضجة او اوراق الساق الرئيسي. (٧) عقد وسلامية غير متوسعة. (٨) برعم جانبي. (٩) سلامية متوسعة في الساق الارضي.

الاوراق **Leaves**

نشوءها وبزوغها (ظهورها) INITIATION AND EMERGENCE

يبدأ نشوء الورقة (المنشئات (*primordia*)) بخلايا خاصة في قبة القمة النامية apical dome التي تنقسم (تصبح مرستيمية) وتنتج انتفاخات او بروزات في قمة الساق. وتنتشر البروزات وتحيط القمة وخاصة منشئات غمد sheath ورقة الحشائش (شكل ١١ ـ ١). وبعد تكوين لسين collar الورقة تصبح الخلايا في الانسجة تحت اللحمية subhypodermis مرستيمية وتنتج براعم جانبي. ومن ثم يتكون اتصال الاوراق والاغماد والسويقات وسلاميات الساق من المرستيمات

البينية . *intercalary* meristems (تلك الموجودة بين الانسجة المتميزة او المتخصصة) .

وفي ورقة الحشائش ينقسم المرستيم البيني الى جزئين بتكوين الليسين ligule. . وقد وجد بأن الجزء العلوي يساهم بنمو النصل والجزء السفلي يساهم بنمو الغمد (Jewiss 1966) . ان نمو ورقة الحشائش يحدث وهي لاتزال داخل لفات الاوراق القديمة *pseudostem* . وفي ذات الفلقتين تبزغ الاوراق من براعم رقيقة وقصيرة . لذا فان النمو يكون اساساً بتوسع الخلايا . ويظهر نشوء الورقة في البيئة الثابتة على القمة بمعدل ثابت لتركيب وراثي معين (Mitchell 1953). . وتسمى الفترة بين ظهور منشئات الاوراق المتعاقبة بالـ *plastochron* . اما الفترة الزمنية بين ظهور اوراق القمة المتعاقبة فتسمى (Bunting and Drennan 1966) *phyllochron* . وقد تختلف عن الـ plustochron . وتؤدي الفترات الزمنية التي يكون فيها الـ phyllochron اطول من الـ plastochron الى تكوين قمم سيقان طويلة .(Langer 1972) . وفي الحنطة يكون ظهور ورقة قمية معينة في الـ plastochron الخامس . وهذا يعني ان الورقة الخامسة قد نشأت عند ظهور اول ورقة . وبما ان ظهور او بزوغ الاوراق في ذات الفلقتين يكون من براعم رقيقة لذا فان التميز بين الـ Phyllochron والـ .plastochron غير مفيد كما في الحشائش التي يحدث فيها نمو الورقة في الساق الخضري .

هذا وان الابحاث حول معدل نشوء الورقة وظهورها في نباتات المحاصيل محدودة . وقد وجد بأن درجة الحرارة والضوء وعوامل اخرى تؤثر على تكوين الـ plastochron (جدول ١١ ـ ١) . وقد لوحظ في حشيش الشليم بأن درجات الحرارة (١٨ ـ ٢٥°م) . وشدة الاضاءة العالية زادت من معدلات الـ plastochron والـ phyllochron . وهذا ليس مدهشاً لان معدل تكوين النباتات تنظمه درجة حرارة . وقد ادى رفع درجة الحرارة من ١٥ ـ ٢٠°م الى زيادة معدل ظهور الورقة في الحنطة بحوالي اكثر من ٥٠ ٪ وقلل معدل الـ plastochron بمقدار ٥٠ ٪ من ٥ أو ٦ أيام الى ٢ أو ٣ أيام .(Langer 1972).
هذا وكان معدل ظهور الورقة في الشعير خطي عند زيادة الاضاءة من ٧٫٨ إلى ٣٢٫٥ واط / م٢ ,(Aspinall and Paleg 1963) . الا ان هذا التأثيرات تأثرت بتغيير درجات الحرارة .

جدول (١١ ــ ١) معدل ظهور الاوراق في حشيش الشليم المعمر .

المعاملة	الظروف الاخرى	المعدل (يوم / ورقة)
٢٥ْم	ــ	٥,٨
١٨ْم	٢١,٥٣٠ لكس	٦,٤
١٢ْم	....	٩,٤
١٠ْم	٢١,٥٣٠ لكس	١٠,٠
الشتاء	بيت زجاجي غير مدفأ	١٥,٥
الشتاء	بيت زجاجي مدفأ	٩,٥

المصدر : R. H. M. Langer .

عدد الاوراق

يتحدد عدد الاوراق المنتجة على الساق او الشطء tillers نشوء النورة الزهرية . ان تكوين الاوراق على القمة يعطي المجال الى تكوين نشوء الازهار (شكل ١١ ــ ١ D) (Sharman 1945; Bunting and Drennan 1966). والتي تحدد عدد الاوراق . وتحوى الاشطاء او الافرع الثانوية أو ذات الترتيب الاعلى على ورقة او ورقتين اقل من الساق الرئيسي . وذلك بسبب انها تظهر بوقت متاخر وتتعرض لنفس الظروف البيئية المحفزة للتزهير . لذا فإن نشوء التزهير يكون عند عدد أقل من الاوراق .

ان عدد الاوراق في الحنطة والشوفان والشعير من ٧ ــ ٩ . وفي الذرة الصفراء من ٧ ــ ١٤ . وفي هجن الذرة الصفراء من ١٤ ــ ٢١ . وفي اصناف فول الصويا المتكيفة لخطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء في الولايات المتحدة . ويختلف عدد الاوراق في هجن الذرة الصفراء من ٧ ــ ٤٨ ورقة بالنبات لتلك المتكيفة لخطوط العرض من ٥٠ درجة الى خط الاستواء . ويرتبط ارتفاع ونضج الذرة الصفراء ارتباطاً عالياً بعدد الاوراق (Cross and Zuber 1973). هذا وان عدد منشأت الاوراق الموجودة في جنين البذرة هي صفة خاصة بالنوع . وتحوي اغلب حبوب المحاصيل الجنوبية مثل الحنطة على ثلاثة اوراق في البذرة الناضجة . بينما يمكن تميز خمسة اوراق في اجنة بذور الذرة الصفراء (Sass 1951). ويكون الـ Plastochron السادس خلال البزوغ او في المرحلة الاولى لنمو البادرة .

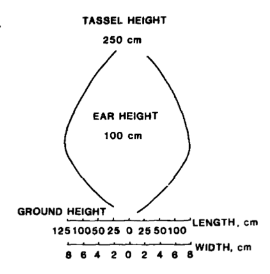
العوامل المؤثرة على نمو الورقة FACTORS AFFECTING LEAF GROWTH

يتأثر عدد وحجم الاوراق بالتركيب الوراثي والعوامل البيئية (Humphries and Wheeler 1963). وان لموقع الورقة على النبات (عدد plastochron) والذي ينظم وراثياً تأثير واضح على معدل نمو الورقة وحجمها النهائي (Bunting and Drennan 1966), والقدرة على الاستجابة للظروف البيئية المحسنة كجاهزية الماء (Ralph 1982).

ويزداد طول الورقة وعرضها ومساحتها تدريجياً مع تطور النبات الى حد معين. وفي بعض الانواع تبدأ هذه الصفات بالانخفاض تدريجياً مع التطور الحاصل في النبات. لذا فان اكبر الاوراق يكون بالقرب من منتصف النبات. مثل نبات الذرة الصفراء (شكل ١١ ـ ٢). وتكون ورقة العلم *flag* leaf (أعلى ورقة على النبات) أقصر وأضيق وذات مساحة أقل من ورقة العرنوص ear leaf. ان هذا النمط من توزيع الاوراق هو صفة لاغلب الانواع. وفي بعض الحشائش مثل الشعير يقل طول الصفيحة الورقية مع نشوء الازهار. الا ان عرضها يزداد لذا تكون ورقة العلم عريضة (Goodin 1972). ان سبب نقص مساحة الاوراق العلوية غير معروف ولكن يظهر بأنه تنافس مع المجموعة الزهرية على العناصر الغذائية. هذا وينخفض معدل نمو الاوراق النسبي بزيادة عدد الاوراق (Milthorpe and Moorby 1974).

وكانت تمثل الاوراق في مرحلة النمو الخامسة في فول الصويا من وزن النبات الجاف الكلي ٧٠ ٪ (Hanway and Weber 1971). وقد وصل نمو الاوراق أقصى حد عند مرحلة النمو السادسة وبقي ثابتاً حتى مرحلة النمو العاشرة. بينما إزداد وزن النبات الجاف الكلي بسرعة بسبب نمو الساق والثمار. وبعد مرحلة النمو السادسة ينخفض حجم ووزن الاوراق الجديدة. اما بعد مرحلة النمو العاشرة فيكون إنخفاض وزن الاوراق بسبب شيخوخة الاوراق السفلية. وتصل اوراق النبات وزنها ومساحتها القصوى بوقت مبكر من دورة الحياة. وبعد ذلك تكون الزيادة في الاوراق مساوية الى الفقد. وهي حالة تسمى بمساحة الاوراق الحرجة critical leaf area.

وبالرغم من ان أوراق النبات السفلية تكون أصغر من أوراق النبات الاخرى وغالباً ماتفقد بسبب الظروف البيئية القاسية والشيخوخة. فهي ضرورية للنمو الخضري. على سبيل المثال. وجد بأن الكاربون المشع ^{14}C المعطى للورقة



شكل (١١ ـ ٢) مخطط يوضح صورة جانبية لحجم اوراق نبات الذرة الصفر

الثالثة لنبات نجيلي (حشيشي) كان فعالاً في الورقة الرابعة والخامسة والسادسة (Bunting and Drennan 1966). وتحصل قرنات فول الصويا السفلية على الغذاء بصورة رئيسية من الاوراق المقابلة لها من الاوراق المقابلة لها (Johnson et al. 1960). وفي الشعير يساهم الغمد والساق بحوالي ٥٠ ـ ٧٠ ٪ من التمثيل الضوئي

الظاهري apparent photosynthesis لانتاج الحبوب كمساهمة النصل (Thorne 1959). وفي اوراق ذات الفلقتين يساهم السويق الطويل ذو القاعدة الكبيرة بقسط كبير من نواتج التمثيل .

وللسماد النيتروجيني تأثير واضح على توسع الورقة وخاصة عرض الورقة ومساحتها (Humphries and Wheeler 1963). وعندما كان النيتروجين قليل كانت الورقة الرابعة في الحنطة اكبر حجماً اما عندما كان النيتروجين عالي فكانت الورقة الخامسة هي الاكبر حجماً . ويعتقد بأن هذا التحويل في الحد الاقصى للحجم الى ورقة اعلى هو بسبب قلة التنافس على النيتروجين بين الاوراق العلوية والساق البازغ والنورة الزهرية (Bunting and Drennan 1966). كما ان نقص النيتروجين يسبب انخفاض مساحة الورقة بسبب شيخوخة الاوراق السفلية .

ويبدو ان العناصر الاخرى لها تأثير اقل من النيتروجين على نمو الورقة والشيخوخة بالرغم من وجود تنافس على اغلب العناصر الغذائية بين الاوراق الحديثة والقديمة وبين الثمار والاوراق .

ولاسباب غير مفهومة تماماً كانت استطالة اوراق الحنطة اقل معنوياً أثناء الليل من أثناء النهار (Christ 1978) وتصل الاستطالة الى الصفر عند ازدياد مدة الظلام . ويعود هذا الانخفاض الى قلة الاشعة خلال مدة الضوء السابقة . كما اشير الى تأثير الليل (الاشعة تحت الحمراء) التي قد تتفاعل مع التغذية العضوية .

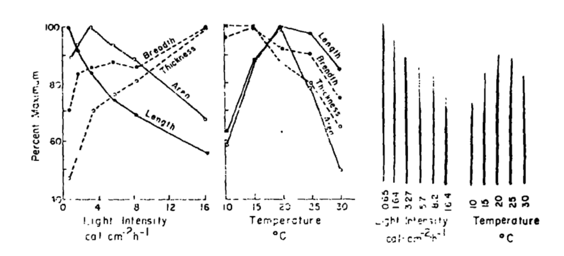
وفي المناخ الرطب يؤدي الري (في مدينة كولومبيا ولاية ميزوري) الى تشجيع استطالة الورقة بسرعة في حشيش فيسكو الطويل tall fescue (*Festuca arundinaceae*) خلال اشهر الصيف .(Nelson et al. 1978)

الا ان نمو الورقة في المعاملات غير المروية كان اكثر في الخريف والربيع اللاحق عندما كانت الرطوبة متوفرة طبيعياً .

واوضح Ralph (1982) بأن اصناف عباد الشمس متأخرة النضج قد استفادت من شد الماء بتوسع الورقة خلال مرحلة النمو الخضري . وهذا عكس ماوجد في الاصناف المبكرة . وكانت اوراق الاصناف المتاخرة اقل تحديداً واقل تنافساً من النورة الزهرية وتوسعت اكثر عند ريها مرة اخرى . وقد انتجت الاصناف المتاخرة النضج التي عرضت لشد الماء مثل الصنف 'Stenchurian' ٦٠ ٪ مساحة ورقية اكثر من النباتات التي كانت تحت الارواء الكامل . هذا وكانت المساحة الورقية للاصناف المبكرة غير المروية اقل من مساحة الاوراق للنبات المروية .

أدت درجات الحرارة العالية (٢٥ ْم) والايام الطويلة والاشعة المنخفضة (حوالي ١٤ ــ ٤٣ واط / م٢) في صنف الحنطة 'Marquis' الى تكوين اوراق طويلة ورفيعة ورقيقة (Friend 1966) (شكل ١١ ــ ٣) . ومن جهة اخرى ، ادت درجات الحرارة المنخفضة ١٥ ْم) والاشعة العالية والايام القصيرة الى تكوين اوراق قصيرة وعريضة وسميكة . وقد ايدت الدراسات التي اجريت على حشيش التيموثي timothy هذه النتائج . حيث ادت درجات الحرارة المعتدلة في البيت الزجاجي (ادفى من الخارج) الى زيادة طول الورقة بمقدار ٢.٥ مرة . وكان الـ Phyllochrons ٩.٣ يوماً و ١٣.٥ يوماً للنباتات النامية في البيت الزجاجي والحقل على التوالي . وقد ادى زيادة طول النهار الى زيادة معدل نمو الورقة . وانتجت نباتات الحنطة المعرضة لفترة باردة (تعجيل التزهير) اوراق ذات نصل اقصر من النباتات غير المعرضة (Westmore and Steeves 1971).

ومن الصعب تقييم تأثير المدة الضوئية على معدل ظهور الورقة وذلك بسبب ان المدة الضوئية الطويلة غالباً ماتكون مرتبطة بزيادة درجة الحرارة . والتي هي دافع



شكل (١١ ـ ٣) تأثير الضوء ودرجة الحرارة على نمو اوراق الحنطة .

قوة رئيسي لتكوين النبات . لذا فان دلائل تأثير المدة الضوئية غالباً ماتكون متضاربة وغير واضحة .

شيخوخة الورقة LEAF SENESCENCE

يصل عدد الاوراق ودليل المساحة الورقية (LAI) حده الاقصى ثم تبقى ثابتاً لمدة زمنية الى حين ابتداء الشيخوخة. ان هذا التوازن في دليل مساحة الأوراق ناتج من فقد الاوراق السفلية بمعدل يساوي انتاج الاوراق العلوية الجديدة . لذلك فان دليل الاوراق يتجه لتكوين حالة استقرار plateau عند وصولها الحد الاقصى في حوالي ٤ ـ ٧ لكساء المحاصيل بغض النظر عن الكثافة النباتية المستخدمة فوق المستوى المتوسط . وعادة تكون المحاصيل العلفية النجيلية ذات الاوراق الرفيعة والقائمة دلائل مساحة ورقية اكثر من ٧ .

وقد وجد Langer (1972) بان معدل عدد الاوراق الحية كان ٤.٥ ـ ٨.٥ في الساق لانواع نجيلية علفية نامية في بيوت زجاجية مدفئة في بريطانيا . مقارنة مع ٣.١ ـ ٣.٧ في البيوت الزجاجية غير المدفئة . وادى اضافة النتيروجين الى رفع عدد الاوراق قليلاً في درجة حرارة اعلى . وتصاب الاوراق السفلية لنباتات ذات محتوى منخفض من النيتروجين بالتحرق *fire* (الشيخوخة) .

وتبدأ الشيخوخة في الاوراق النجيلية الفردية من اقدام جزء من الورقة (القمة) وتتجه الى الاسفل . اما شيخوخة النباتات الفردية فتبدأ عند الاوراق السفلية (القديمة) وتتجه الى الاعلى . وفي الوقت الذي يكون فيه نبات الذرة الصفراء قد انتج ١٠ ــ ١٢ ورقة فان مايقارب من ٤ ــ ٥ اوراق تكون قد وصلت مرحلة الشيخوخة (الفقد في دليل مساحة الورقة يكون صغير نسبياً لان الاوراق المفقودة صغيرة) . وتكون عادة الورقة الخامسة هي الورقة الحية الاولى في نبات الذرة الصفراء عند ظهور النورة الذكرية .tasseling .

يعتقد بان سبب الشيخوخة هو عادة انتقال واعادة توزيع العناصر المعدنية العضوية الى مصاب اكثر منافسة مثل الاوراق الحديثة والثمار والاشطاء والجذور . وتنخفض مساحة الاوراق الحديثة والثمار الى هذه الاعضاء تدريجياً مع الشيخوخة . ولا توجد دلائل لانتشار المخزون الاحتياطي (التطفل ,*(parasitism)*) مع زيادة عمر الورقة . كما كان يعتقد حدوثه سابقاً .

ان انتاج وتوزيع الاوراق السريع مهم جداً في انتاج المحاصيل لغرض اعتراض اقصى اشعة شمسية ممكنة لانتاج اعلى حد من نواتج التمثيل . ويؤدي تكوين كساء خضري كامل الى تقليل منافسة الادغال . ويكون معدل البذار في فستق الحقل عالي بصورة غير اعتيادية ، وسبب ذلك يعود جزئياً الى تقليل منافسة الادغال بين النباتات ضمن المرز . هذا وتصل معدلات نواتج التمثيل حدها الاقصى عادة عند دليل مساحة ورقية مقدارها ٣ ــ ٥ لاغلب نباتات المحاصيل المزروعة .

السيقان Stems

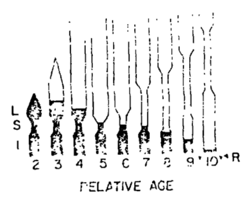
يتكون الساق من السلاميات التي تفصل العقد التي تحمل الاوراق . ويكون عدد العقد والسلاميات مساوياً الى عدد الاوراق والتي تنشأ جميعها من نفس الفايتومر .phytomer . تحوي سيقان الحشائش المعتدلة على عقد مضغوطة (متقاربة) غير متداخلة (بدون استطالة السلامية) والتي تبقى حتى مرحلة الاستطالة بعد نشوء التزهير تحت سطح التربة . وعند التزهير تستطيل اربعة او خمسة سلاميات علوية تبعد الاوراق العلوية عمودياً عن بعضها . ويبقى عدد مساوي من السلاميات القصيرة والضيقة عند سطح التربة او تحتها (تسمى بالتاج *crown* . ويكون العديد من نباتات ذات الفلقتين عديمة الساق الى حين التزهير . وقد قسم

Westmore و Steeves (1971) النباتات اعتماداً على طول السلامية كما يلي :
(١) ساق قصير (بدون سلاميات واضحة مثل نباتات اذن الصخل annuals ;
ونمو السنة الاولى للنباتات المحولة biennials . (٢) ساق طويل (وجود سلاميات واضحة مثل الذرة الصفراء ونمو السنة الثانية للنباتات المحولة) .

استطالة السلامية INTERNODE ELONGATION

يحدث النمو في طول الساق من المرستيمات البينية للسلاميات . (انظر الفصل الثامن) . وتتكون الاستطالة في السلاميات نتيجة زيادة عدد الخلايا و (اساساً) بالتوسع الخلوي . ويؤدي الاخير الى زيادة تصل الى ٢٥ سم او اكثر . ويكون النمو في قاعدة الساق بالانقسام الخلوي (مرستيمات بينية) بدلاً من المرستيمات القمية وهكذا فان فعالية المرستيمات البينية تكون منتشرة خلال طول صفيحة الورقة والغمد والسلامية في مرحلة النشوء والتكوين (شكل ١١ ـ ٤) . وعند النضج تنتقل فعالية المرستيم الى مناطق القاعدة واخيرا تتوقف .(Sharman 1942) . .

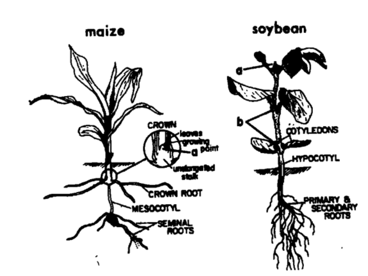
تنمو السلامية الحاملة للنورة الزهرية في الحشائش *peduncle* وساق التزهير في ذوات الفلقتين من المرستيمات البينية . وعادة يكون نمو السلامية محدود لاسباب غير معروفة تماما . لكن السبب يظهر بانه تحديد عدد الخلايا الفعالة . هذا وقد وجد شذوذ او تغاير في السويق الجنينية الوسطي *mesocotyl* وهي اول سلامية في الحشائش (Vanderhoef et al. 1979) . حيث استمرت



شكل (١١ ـ ٤) يبين فعالية المرستيم البيني (الجزء الداكن) وعلاقته بالنمو (العمر) مع تقدم انسجة الورقة والساق في نبات نجيلي . (L) منطقة المرستيمات في نصل الورقة (١) السلامية تتقلص مع الوقت الى مساحة صغيرة عند قاعدة السلامية وقمم الجذور (R)

بالاستطالة الى مالا نهاية في الظلام او في الضوء الاحمر البعيد ضمن غذاء احتياطي محدود . ويؤدي تعرض السويقة الجنينية الوسطى مباشرة الى الضوء الاحمر الى تثبيط نموها وذلك لان النمو ينظم بصفة الفايتوكروم phytochrome ، الا انها قد تحور بالتغذية العضوية . واضافة الى تحديد النمو بسبب عدد الخلايا الفعالة فان كمية منظمات النمو في المرستيمات البينية قد تكون محددة بسبب انها لاتتكون في هذه المرستيمات كما في المرستيمات القمية . لذا يجب توفير منظمات نمو النبات من اجزاء النبات الاخرى خارج المرستيم . وتستجيب النباتات المتقزمة Dwarf للمصدر الخارجي للهرمونات exogenous خارجي النشأ) :وبصورة عامة للمعاملة بالجبريلينات .

وتبقى نباتات الذرة الصفراء بدون سيقان حتى تصل الى ارتفاع حوالي ٤٠ سم وتكون ثمانية اوراق كاملة التوسع والتي تنشأ من ساق خضري *pseudostem* . ولا يوجد في هذه المرحلة نمو ملحوظ للسلاميات (شكل ١١ ــ ٥) . وبسبب العقد والسلاميات المضغوطة فان النباتات المحولة biennials تنتج نموات على شكل وردة (تورد . rosette) عديم الساق خلال السنة الاولى . وتنتج الحشائش المعتدلة سيقان خضرية الى حين نشوء الازهار . وعند نشوء الازهار تستطيل سلاميات الحشائش والسيقان في النباتات المحولة التي تنتج نورة زهرية . وفي بداية موسم النمو تحوي نباتات الحشائش عادة على الاشطاء (السيقان) الخضرية والتكاثرية .



شكل (١١ ــ ٥) نباتات حديثة للذرة الصفراء وفول الصويا ويظهر فيها قمم النمو (a) والبراعم الجانبية لفول الصويا (b).(Crook ston et.al. 1976).

وفي ذات الفلقتين التي لاتحوي على سيقان (مثل الـ **Plantago** تستطيل آخر سلامية اسفل النورة الزهرية كثيراً لاعطاء ساق زهري (Sachs 1965) . ويكون طول السيقان الزهرية واضحاً في بعض الانواع مثل البرسيم الابيض . ويمكن اعتبار مهماز (peg) فستق الحقل ساق ثمري عديم العقد بالرغم من انه مورفولوجياً ينشأ من زهرة تختلف الى حدما عن الساق الزهري العادي .

وفي النباتات الطويلة ذات الفلقة الواحدة والفلقتين تستطيل السلامية عادة من الاسفل الى الاعلى acropetally, . الا ان النمط التبادلي يكون بشكل سلاميات طويلة وقصيرة هي صفة بعض الانواع . وقد تكون السلاميات السفلية لعدد من الانواع قصيرة بحيث لايمكن ملاحظتها . بينما يكون طول اعلى سلامية . وخاصة حامل النورة الزهرية peduncle في نباتات الحشائش ٢٥ سم او اكثر وبصورة عامة تستطيل سلاميتان او اكثر في وقت واحد . ولكن في عباد الشمس لاتبداء استطالة سلامية جديدة حتى تكتمل استطالة السلامية التي تسبقها (1965 Sachs) . وتتركز فعالة الخلايا المرستيمية التي تسبب استطالة السلاميات في نهاية قاعدتها كما هو موضحاً بوجود فعالية الانقسام الاعتيادي . في الخلايا المصبغة stained . هذا ماعدا مهماز فستق الحقل (Jacobs 1947)

تكوين النمو CROWN DEVELOPMENT

تكون عقد النبات السفلى المتقاربة جداً من بعضها التاج crown, والذي يوجد عند مستوى سطح التربة او تحتها . وينشأ من هذه العقد الكثيفة قمم نامية وبشكل متعاقب لتكوين الجذور العرضية المسماة بالجذور العقدية nodal, roots او الجذور التاجية crown roots او نظام جذري تاجي coronal root system (شكل ١١ ــ ٥) . وتكون العقد السفلية في النباتات البقولية المعمرة مثل الجت التاج . الا ان الجذور العرضية لاتتكون فيها .

ان موقع نقاط النمو في تاج الحشائش يكون اسفل سطح التربة . وهذا يؤدي الى تعريض اوراق جديدة من الاغماد والاوراق القديمة (الساق الخضري pseudostem) وهذه صفة لها اهمية كبيرة في ادارة المحاصيل . وبما ان الذرة الصفراء تحافظ على هذه الحالة (وجود القمة النامية عند سطح التربة) لمدة اربعة اسابيع او اكثر الى حين تكوين مايقارب ثمانية اوراق كاملة التوسع (شكل ١١ ــ

٥) . لذا فان اضرار الانجماد المبكر او القطع تحصل للنمو الخضري الموجود فوق سطح التربة فقط ، وهي الاوراق القديمة والصغيرة . وتتسبب اضرار دائمية قليلة عند ازالة الاوراق بوقت مبكر ، حيث ان كساء الاوراق الجديدة يظهر او يبزغ من مرستيمات بينية غير مستعملة ومحمية بالتفاف الاوراق ، ومن اوراق حديثة التكوين .هذا وان التطبيق الشائع لرعي الحنطة خلال الشتاء وبداية الربيع

في جنوب الولايات المتحدة لا يسبب اضراراً بليغة لانتاج الحبوب طالما ان مناطق النمو في الساق تبقى خضرية ، اي انها محمية تحت سطح التربة . اما الرعي بعد نشوء الازهار الذي يصاحب استطالة الساق مع ابتداء الايام الطويلة في الربيع فيؤدي الى ازالة النورة الزهرية وهدم القدرة على انتاج الحبوب . اما نباتات ذات الفلقتين والعديد من الحشائش الاستوائية ، التي لاتشابه حشائش المنطقة المعتدلة ، فانها تنمو من براعم على سيقان هوائية (شكل ١١ ــ ٥ ، فول الصويا) . لذا فان الانجماد وضرر السيقان فوق سطح التربة يمكن ان يؤدي الى موت البراعم الابطية والقدرة على اعادة النمو . وعند موت نباتات فول الصويا بالانجماد ، على سبيل المثال ، فان قدرة اعادة النمو تنعدم بسبب عدم وجود براعم اسفل محور الفلقتين الموجودة فوق سطح التربة ، لذا فمن الضروري اعادة زراعة المحصول .

العوامل المؤثرة على نمو الساق

منظمات النمو

ان تأثير النمو وخاصة الجبريلينات على نمو الساق موثقة بصورة جيدة ويمكن لمنظمات النمو ازالة التقزم في النباتات المتقزمة وراثياً مثل نباتات الذرة الصفراء والبزاليا المتقزمة ، حيث تشجع منظمات النمو زيادة نمو السلامية واعادة ارتفاع النبات الاعتيادي وذلك عن طريق تصحيح نقص الجبريلين الداخلي (انظر الفصل السابع) .

مع ذلك ، فان طبيعة التقزم في صنف الذرة البيضاء (RS 610') المتقزم لم يمكن تصحيحة بالمعاملة بالجريلينات ، وقد استجابت العقد الارضية السفلية فقط (سلامية السويقة الجنينية الوسطى والسلامية الثانية) والرويشة .(Kasperbauer 1961

(Gardner and . ان عدم استجابة الذرة البيضاء للمعاملة بالجبريلينات قد يكون بسبب حقيقة ان التقزم في الذرة البيضاء ينظم بعدد من الجينات . بينما جين واحد ينظم تقزم الذرة الصفراء والبازلاء .(Windscheffel et al. 1973)
هذا وان الجبريلينات تكون فعالة في تصحيح التقزم الذي يكون توريثة بسيط .

وقد لاحظ Leopold (١٩٤٩) بان للاوكسجين تأثير واضح على تكوين الاشطاء (نمو السيقان من براعم التاج) في الشعير (جدول ١١ ــ ٢) . وعند ازالة قمة الساق ومصدر الاوكسجين فان نباتات الشعير صنف 'Wintex' لم تكون اشطاء بشكل غزير مالم تعامل برشها باوكسجين naphthaleneacetic acid (NAA). وقد اعطت النباتات المعاملة باوكسجين NAA والمزالة قممها اشطاء مقاربة تقريباً للنباتات الطبيعية غيرالمزالة قمم سيقانها .

الضوء

للضوء تأثير واضح على نمو الساق . وفي الظلام تكون استطالة السلاميات بـاقصى درجـة وتشابهة استطالة سلامية السويقة الجنينة السفلى . *etiolation*
وتستطيل سلاميات النباتات المظللة كما في الكثافات العالية بصورة كبيرة . ويعتقد بان تأثير الظل يسبب تشجيع الاوكسجين الذي يعتقد بانه يعمل بالتعاون مع الجبريلينات . ونظرياً يكون الهدم الضوئي photodestruction للاوكسجين اقل في النباتات المظللة وذلك بسبب ان اشعة العالية تقلل الاوكسجين وارتفاع النبات .

ان تأثير طول النهار (المدة الضوئية) عادة على نمو الساق اقل وضوحاً من تأثيرها على التزهير . وبالتالي فان استجابة تكوين الساق للمدة الضوئية لاتدون عادة . وتؤدي الايام الطويلة الى زيادة طول السلامية وارتفاع النبات وخاصة في نباتات الايام قصيرة النهار . وعندما تنمو اصناف فول الصويا المتكيفة لخطوط العرض الشمالية في الجنوب فانها تكون السلاميات اقل واقصر وتزهر بوقت مبكر . **(Shibles et al. 1975).**

اما زراعة الاصناف المتكيفة لخطوط العرض الجنوبية في الشمال فيعطي نتائج معاكسة . وقد تتكون بذور غير ناضجة عند الحصاد . اما زراعة الاصناف في مناطق تكيفها في وقت مبكر جداً فيؤدي الى نتائج مشابهة لصفات الايام القصيرة في

خطوط العرض الجنوبية (الواطئة) . على سبيل المثال . تؤدي الزراعة المبكرة الى تكوين سلاميات قصيرة في نباتات الذرة الصفراء وهكذا تتكون نباتات قوية .

يتأثر نمو السلامية في الحشائش في بنوعية الاضاءة كتأثر نمو الورقة حيث ان كلاهما ينمو من مرستيمات بينية **intercalary meristems** من اصل واحد ومن مناطق بعيدة عن الضوء مخفية في لفات اغماد الاوراق القديمة . وهذا يولد تأثير الظلام او الضوء تحت الاحمر (شكل ١١ ــ ٥) . والضوء تحت الاحمر (اقصى فعالية عند ٧٣٠ نانوميتر) يشجع استطالة السويقة عند ٦٦٠ نانوميتر) بتيثبطها . وهي آلية تنظيم البزوع من اعماق الزراعة المختلفة (1979 **(Vanderhoef et al.** . يكون البزوغ في الحنطة من السلامية الثانية وليس السلامية الاولى او استطالة السويقة الجنينية الوسطى . هذا ولم يتم توضيح تأثير الضوء ذو طول الموجة الواحدة **monochromatic light** على السلامية العليا . ومع ذلك فان هذه السلاميات والاوراق الحديثة في الحشائش تكون محصورة في ظلام اغماد الاوراق القديمة لاكثر فترة نموها . وهكذا يبدو بان استجابة فايتوكروم تحت الحمراء **(FR)** يعمل في هذه الحالة . ويثبط النمو عندما تتعرض للضوء .

اما سلاميات ذات الفلقتين فهي غير مغلفة بالتفاف الاوراق . وهذا يشير الى استجابة قليلة معدومة لضوء الفايتوكروم الاحادي . الا ان هذه العلاقة غير مثبتة تماماً . ومع ذلك فقد اظهرت الفاصوليا من النوع الشجيري **bush-type** عند تعرضها الى الاشعة تحت الحمراء في ليل طويل (انظر الفصل الثاني عشر) طبيعة نمو متسلق (استطالة السلامية) بسبب تكوين سلاميات طويلة (1977 **(Kretchmer et al. 1977)**,وهي استجابة جين فردي . وقد تحفز التزهير المستقل عن طبيعة النمو المتسلق بالليالي القصيرة (مدة ضوئية طويلة) . وقد استنتج بان استجابة كل من التزهير وطبيعة النمو المتسلق ينظم بالفايتوكروم لكنها منفصلين عن بعضهما . اي انها صفة وراثية مستقلة .

تؤثر العناصر المعدينة وتوفر الماء على نمو السلاميات وتوسع الخلايا خاصة كما في اي عضو خضري او ثمري . ويؤدي النيتروجين والماء بشكل خاص الى زيادة ارتفاع النبات . الا ان التأثير معقد بسبب ان الحجم الكبير من الاوراق يؤدي الى تظليل اكثر .

هذا وان التظليل يؤدي الى زيادة مستويات الاوكسجين الذي يؤثر على استطالة السلاميات .

التفرع Branching

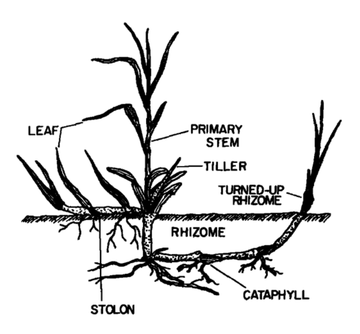
يعتمد نمو البراعم الموجودة في اباط الاوراق لتكوين الافرع الجانبية (كما في ذات الفلقتين) او تكوين الاشطاء في الحشائش على التركيب الوراثي والعوامل البيئية . وان القدرة على تكوين الافرع الجانبية دائما متواجدة وذلك بسبب وجود برعم في اباط كل ورقة . هذا ولاتعطي هجن الذرة الصفراء اشطاء ماعدا تكوين سيقان العرانيص ear shoots بالرغم من توفر الظروف الملائمة وذلك بسبب التنظيم او السيطرة الوراثية القوية (Duncan 1975) ويمكن دفع او اجبار العرانيص الى ان تتكون على عقدة عقد اسفل من تكوينها الطبيعي وذلك بازالة او كسر القمة النامية . فمثلا يؤدي ازالة ساق العرنوص حديث التكوين في نبات الذرة الصفراء الى تحفيز تكوين العرنوص السفلي المباشر . از القدرة على تكوين عرانيص مساويا الى عدد الاوراق بسبب ان البراعم الابطية والاوراق هي مكونات الفايتومر phytomer . وان عدد السيقان الموجودة فعلاً في نباتات الحشائش تكون دائماً اقل من قدرة النبات بسبب التنظيم الوراثي والبيئي .
لقد وضح Arber (1934) وجود ثلاثة انواع من الاشطاء في الحشائش هي :

١ ـ الاشطاء القائمة ***apogeotropic*** . تشابه هذه الاشطاء في مظهرها الساق الرئيسي الا انها تحوي على ورقة او ورقتين اقل من الساق الرئيسي واحياناً تبقى خضرية حتى عندما يصبح الساق الرئيسي واشطاء اخرى في مرحلة التكاثر . وتبزغ هذه الاشطاء ***intravaginal*** من اغماد الاوراق الحية (شكل ١١ ـ ٦) .

٢ ـ الاشطاء الافقية *diageotropic* وتعود السيقان الزاحفة Stolons والسيقان الارضية rhizomes الى هذا النوع . وهي تختلف عن السيقان القائمة ببعض الصفات الموفولوجية وتبزغ عادة السيقان الارضية والسيقان الزاحفة من الاغماد الميتة لاغلب العقد السفلية عند او تحت سطح التربة . وتنمو السيقان الزاحفة افقياً فوق سطح التربة وتنتج سيقانا واوراقا طبيعية (شكل ١١ ـ ٦) . اما السيقان الارضية فتنمو تحت سطح التربة وتنتج اوراقاً

محورة بدون انصال laminas (*cataphylls*) على سيقان تحوي على عقد وسلاميات طبيعية (شكل ١١ ـ ٦).

٣ ـ اشطاء سفلية *geotropic* . ان هذه الانواع من السيقان غير شائعة الحدوث .



شكل (١١ ـ ٦) طبيعة التفرع في نبات حشيش معمر ، يبين الساق الرئيسي وعلاقته بالافرع الجانبية . وتظهر السيقان الزاحفة والاشطار الهوائية والسيقان الارضية الى الاعلى لتكوين سيقان جديدة .

تكوين الاشطاء

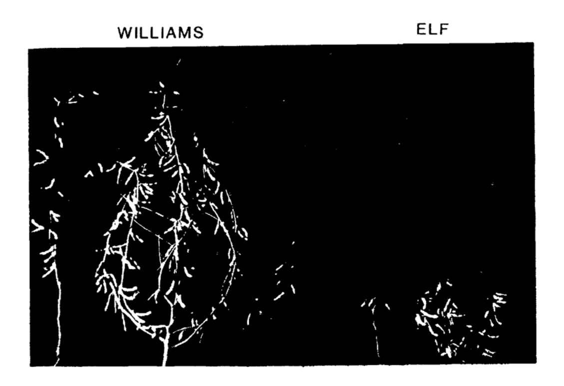
تسمى عادة السيقان الابطية العلوية intravaginal في الحشائش اشطاء *tillers* اما السيقان المتكونة من البراعم الابطية على سيقان نباتات ذات الفلقتين فتسمى افرع جانبية side branches هذا وان الاصل والتكوين المورفولوجي لكلا النوعين متشابهة حيث انهما يظهران من اباط الاوراق وعادة من العقد السفلية ان لم يكن الساق ذو سيادة قمية . وتظهر الاشطاء الى الاعلى acropetally ابتداء من العقد السفلية . ويظهر الشطء الاول في الحنطة من محور الرويشة coleoptile axil وفي الرز من محور الورقة الثالثة (Murata and Matsushima 1975) . وبغض النظر عن النوع تكون محاور الاوراق السفلية من الساق الرئيسي والاشطاء الاولية . وهذه بدورها تؤدي الى تكوين

الاشطاء الثانوية والتي ايضا بدورها تؤدي الى تكوين الاشطاء الرباعية tertiary tillers وهكذا وبصورة عامة تظهر جميع الاشطاء الاولية قبل الثانوية والرباعية وتنتج الحشائش المعمرة اشطاء على مدار السنة . وتعد طبيعة تكوين الاشطاء هذه مع تراكم الغذاء المخزون العامل الاساسي الرئيسي في بقاء النباتات حية من موسم الى اخر (التعمير *perennation*) . وتتصف نباتات الرز والذرة البيضاء وهي محاصيل حولية معتدلة بهذه الصفات وتبقى حية من موسم لاخر في المناخ الاستوائي . وتستعمل طبيعة النمو هذه في الرز والذرة البيضاء لانتاج محاصيل الراتون ***ratoon crops*** (اعادة النمو من السيقان المتبقية بعد الحصاد) في المناطق الاستوائية .

ان انتاج الاشطاء في الحشائش المعمرة ذات الموسم البارد يتعرض الى اختلافات موسمية كبيرة . لقد كان نمو تكوين الاشطاء في الفيسكو الطويل tall fescue صنف (S 170) على شكل منحنى أسي exponential خلال الربيع . ثم اصبح ثابتاً خلال الصيف وازداد مرة اخرى خلال الخريف حيث انتج مامجموعة ٣٠٠ فرعاً بالنبات في السنة (Robinson 1968) . وقد انخفض انتاج الاشطاء في اذار من السنة التالية الى ٢٥٠ وفي حزيران الى ١٠٠ . ان طبيعة تكوين الاشطاء في حشيش التيموثي timothy اضعف بكثير من الفيسكو الطويل كقدرتها على البقاء والاستمرار من موسم الى اخر . وتنتج الحشائش المعتدلة اعداداً كبيرة من الاشطاء التكاثرية في الربيع وبداية الصيف . كما انها تنتج عددا مساوياً او اكثر من الاشطاء الخضرية . وفي نهاية الموسم تنتج اشطاء خضرية فقط . هذا وتنتج الاشطاء الخضرية نمواً ورقياً خلال موسم النمو . وتعبر فترة الشتاء ثم تصبح اشطاء تكاثرية في الموسم القادم . حيث قد تعرضت الى درجات حرارة منخفضة (تعجيل التزهير) وايام قصيرة في الخريف السابق (Gardner and Loomis 1953) . وتنتج الحشائش الاستوائية سيقان خضرية مع عقد وسلاميات واضحة كاشطاء هذا وان الاشطاء الخضرية والتكاثرية متشابهة في مظهرها قبل ظهور السنابل . وبالرغم من ان حشيش Reed canarygrass من الحشائش المعتدلة فهو ينتج احياناً سيقان خضرية . اما حشيش Dallas و bahiagrass (*Paspalum* spp.) وهي انواع شبه استوائيه . وتحاول ان تكون بين الانواع المعتدلة والاستوائية من حيث انتاج السيقان الخضرية والتكاثرية .

وفي الجت ومعظم البقوليات المعمرة الاخرى تظهر التفرعات من البراعم القاعدية (التاج crown) . وبعد فقد السيادة القمية في سيقان النبات الام الذي يحدث

عادة بالتزهير او الشيخوخة او الحش الاولي او الرعي اشارة الى ظهور او بزوغ الاشطاء من المحصول الجديد . وتكون البقوليات الحولية مثل فول الصويا اشطاء تفرعات جانبية)من العقد السنلية اعتماداً على الصنف والبيئة (وخاصة الاضاءة العالية ومسافات الزراعة الواسعة) (شكل ١١ ـ ٧) . وتنشط البراعم التي تبقى ساكنة سواءعلى الافرع او على الساق الرئيسي بالفترة الضوئية في وقت متاخر من موسم النمو لانتاج نورات زهرية (مجاميع *racemes* . وتظهر المجاميع الزهرية من براعم اوراق محورة prophyll أو scales في اباط الاوراق وفي وقت واحد تقريبا على النبات في الاصناف محددة النمو . اما في الاصناف غير محددة النمو فيكون ظهورها من القمة الى القاعدة .



شكل (١١ ـ ٧) تفرع البراعم الجانبية في فول الصويا في الصنفين Williams و Elf وتاثير الكثافة النباتية على ذلك (555,000 نبات / هكتار (يسار) و ١٨٥,٠٠٠ نبات / هكتار (يمين) . والصنف Williams من مجموعة النمو III وغير محدد النمو . اما الصنف Elf فهو شبه متقزم محدد النمو من نفس المجموعة

ان نمط تكوين السيقان الزاحفة والارضية في الحشائش الحولية يختلف قليلاً عن الاشطاء القائمة حيث انها تنشأ ايضاً من البراعم الابطية السفلية (Etter 1951) (شكل ١١ ــ ٦) . وتظهر الاشطاء القائمة والسيقان الزاحفة والارضية من اوراق محورة واقية تشمل *prophyll* وهي مناظرة للرويشة coleoptile في بزوغ الجنين . وفي السيقان الارضية يكون الـ cataphylls (شكل ١١ ــ ١) شكل ورقة طبيعية بعد خروج الساق الارضي من التربة (شكل ١١ ــ ٦) . هذا وان الاوراق الموجودة على السيقان الارضية طبيعية في شكلها الظاهري (المورفولوجي) .

وتعتمد فترة بقاء السيقان الارضية تحت الارض على التركيب الوراثي . وتحاول تفرعات السيقان الارضية الاتجاه الى الاعلى قبل ظهور الساق الاولي الذي عادة ينموالى مسافة كبيرة نسبياً قبل ان يتجه الى الاعلى (Sharman 1945; Etter 1951) . وفي عملية ظهور السيقان الارضية فوق سطح التربة يصبح واحد او اكثر من الـ *cataphylls* اوراقاً تحولية ذات اغشية قصيرة) (طول ١ ملم) . هذا وتكون الاوراق المتكونة فوق سطح التربة اوراقاً طبيعية . وتخرج سيقان الفيسكو الطويل الارضية من مسافة قصيرة . وبسبب طبيعة النمو هذه يتكون نمو على شكل حزمة bunch- habit وفي حشائش اخرى يتأخر خروج السيقان الارضية ويؤدي ذلك الى تكوين نمو مفترش (طبيعة نمو مشابهة لحشائش المروج) . وحيث أن اشطاء حشيش البساتين orchardgrass والتيموتي timothy تتكون من بين الغمد intravaginal فان حشيش التيموثي يكون على شكل حزمة . وتظهر بادرات اصناف حشيش كنتاكي الازرق Kentucky bluegrass المختلفة الانواع نمو على هيئة مفترشة او حزمة . وحالة وسطية بين النوعين (Nittler and Kenny 1976) اما اصناف الجت وهي تختلف في هذا المفهوم (Cowett and Sprague 1962) حيث ان بعض السيقان تنمو افقياً قبل اتجاهها الى الاعلى مكوناً طبيعة نمو زاحف creeping habit ..

العوامل المؤثرة على التفرغ

لقد تركزت الدراسات حول التفرغ على الاشطاء القائمة . لذا فان المعلومات عن انتاج السيقان الارضية والزاحفة بالمقارنة يكون محدود . وهذا واضح بسبب ان الاشطاء القائمة قد تساهم مباشرة بحاصل الحبوب او العلف ومن السهل نسبيا

ملاحظتها . وان التفرع دالة للتداخل بين التركيب الوراثي والعوامل البيئيه البايولوجية والفيزياوية .

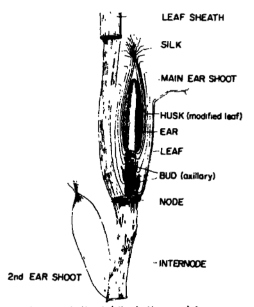
التركيب الوراثي Genotype

بالرغم من ان قدرة عدد التفرعات بالنبات يرتبط مباشرة بعدد الاوراق ، ولكن لاتعطي جميع اباط الاوراق افرعاً . وان بعض الانواع تنتج اكثر من فرع واحد من ابط فردي لذا يبدو بانها تحوي على أكثر من برعم ابطي فردي . ويعد التبغ مثالاً تقليدياً على ذلك . لان طبيعة النمو هذه تسبب مشكلة رئيسية في انتاج التبغ . حيث يجب ازالة جميع هذه السيقان الابطية بالايدي او الياً بمثبطات النمو . وفي التبغ تتحفز السيقان الجديدة بعملية قطع القمم النامية (ازالة النورات الزهرية) لاجل المحافظة على نواتج التمثيل والكاربون في الاوراق التي هي الناتج المحصود (Beatty 1982) . لذلك فبعد ازالة قمم النبات يتكون ساقين او ثلاثة سيقان من ابط كل ورقة بدلاً من ساق واحد كما هو الحال في اغلب النباتات . وان ظهور اكثر من ساق لايحدث تشعب في الشكل المتماثل للبرعم المتكون وبدلاً من ذلك تتكون براعم ابطية اخرى وتنمو من اباط اوراق الافرع الجديدة .
لقد تم توضيح التنظيم الوراثي للتفرغ الابطي بدراسة اصناف الشوفان من قبل Frey and Wiggans (1957a) . فقد اعطت اصناف الشوفان الربيعية ذات التفرع الواطيء المزروعة بمساحة ١٢ إنج معدل ٥,٧ ـ ٧,١ شطء بالنبات مقارنة مع معدل ٩,٧ ـ ١٣,٠ شط بالنبات للاصناف ذات التفرغ العالي . واعطت الاصناف الشتوية ٩,٧ ـ ١٤,٢ شطء بالنبات .

وفي الحنطة اختلف عدد الاشطاء باختلاف التركيب الوراثي الا أن المدى يبدو اضيق مما هو في الشوفان . وتختلف نباتات المراعي كثيراً في عدد الاشطاء وفترة النمو
ولاسباب غير مفهومة تماماً يؤثر موقع الابط على الساق تأثيراً كبيراً على طبيعة ونمو الاشطاء او الافرع . وبالرغم من قدرة الساق والظروف البيئية الملائمة فان براعم حشيش التيموثي في الاوراق العلوية الثلاثة لاتكون أشطاء (Langer 1956) .
إن جميع البراعم الابطية في نبات التيموثي تبقى ساكنة حتى تتكون خمسة أوراق متوسعة بصورة كاملة كحد ادنى (عامل الخداثة juvenile) . وتنتج البراعم الابطية القاعدية القديمة اشطاء قبل غيرها من البراعم. وبما ان اشطاء الذرة الصفراء لاتساهم عادة بدرجة مهمة في حاصل الحبوب فقد استخدمت طرق التحسين

والانتخاب لاستنباط تراكيب وراثية لاتعطي اشطاء . بعكس اهداف التربية المستخدمة في اغلب محاصيل الحبوب . فمثلا انتخبت اصناف الثورة الخضراء للحنطة والرز لانتاج عدد كبير من الاشطاء التي تعطي حاصلاً عالياً في ظروف البيئة الملائمة وقد ازداد عدد الاشطاء بنباتات الرز بعد الزراعة ووصل العدد الاقصى للاشطاء قبل اسبوعين من ظهور السنابل (يعتمد بالدرجة الرئيسية على حاصل العناصر الغذائية للنبات الام (Murata and Matsushima 1975) .

وبما ان البراعم الابطية من سيقان الذرة الصفراء لاتنتج سيقان خضرية في الهجن الحديثة . فان البرعم في ابط الورقة رقم ١١ واحياناً البرعم في ابط الورقة رقم ١٠ يعطي ساق وعرنوص ثمري . وتعتبر سيقان العرانيص محورة مقارنة مع الاشطاء الطبيعة . حيث تكون العقد مضغوطة بسبب السلاميات القصيرة يعتمد على التركيب الوراثي) والاوراق (العصافات **husks**) تكون اقصر كثيراً من الاوراق الطبيعية (شكل ١١ ــ ٨) . وينتهي ساق العرنوص بسنبلة النورة الزهرية بدلاً من النورة الذكرية *tassel* (العنقود (panicle) في الساق الرئيسي . وتحت الظروف المثالية يمكن ان يتكون اكثر من عرنوصين على نفس التركيب الوراثي . وعندما تزال العرانيص العلوية في المراحل المبكرة فان سيقان العرانيص تتكون في اباط الاوراق السفلية . ومن المشوق معرفة ان البراعم الابطية الموجودة فوق اول عرنوص مباشرة تكون ساكنة تماماً . وهذا يوضح عدم وجود دلائل لتكوين اية عرانيص على تلك الاوراق بغض النظر عن البيئة وحزمة النبات .



شكل (١١ ــ ٨) مخطط يبين المقطع الطولي للساق وفرع العرنوص مع مكوناته التركيبية .

منظمات النمو Growth Hormones

تنظم هرمونات النمو وخاصة اوكسجين الـ NAA التفرع الابطي بدرجة كبيرة (Leopold 1949; Cowett and Sprague 1962; and Laude 1975) كما هو موضح بتشريح قمم سيقان صنفي الشعير Wintex و Chalco (جدول ١١ ـ ٢ و ١١ ـ ٣) .

جدول (١١ ـ ٢) تأثير الاوكسجين وازالة القمة النامية على التفرع في الشعير

المعاملة	عدد النباتات التي	
	اعطت تفرعات	لم تعطي تفرعات
بدون معاملة (مقارنة)	٣	٧
ازالة القمة	٩	١
ازالة القمة + اوكسجين	٣	٧

المصدر Leopold 1949

جدول (١١ ـ ٣) تكوين التفرعات في نباتات الجت المعاملة بمنظمات النمو .

المعاملة	عدد البراعم / النبات	عدد السيقان / النبات
TIBA	٨,٣	٥,٣
NAA	٢,٣	١,٣
المقارنة	٣,٧	٢,٣

المصدر ، Cowett and Sprague 1962

وتؤدي الايام الطويلة الى تقليل التفرع في الشعير والجت كما ادت المعاملة بالاوكسين (Leopold 1949) . وقد اعطى الشعير والجت اشطاء بغزارة في ايام الخريف القصيرة . وهذا يؤكد تأثير عامل الاوكسين بسبب وجود زيادة الاوكسينات بالايام الطويلة .

ويبدو ان ازالة قمم البراعم وحتى اوراق الحنطة الحديثة بالحش يؤدي الى ازالة المصادر الغنية بالاوكسين مسبباً زيادة عدد التفرعات (Laude 1975) . وقد وجد بان السيقان الارضية تتفرع كثيراً في الترب الجافة . ويعزى هذا الى تثبيط الاوكسين بالاثيلين الذي قد يتولد بالمقارنة المتسببة من التربة (انظر الفصل السابع) .

الضوء والكثافة النباتية Light and Plant Density

تعتبر الكثافة النباتية (وما ينتج عنها من جاهزية الضوء للكساء الخضري) عامل مهم في تكوين السيقان الابطية (شكل ١١ ـ ٦ ، جدول ١١ ـ ٤) . وقد افترض ضرورة توفير اشعاع عالي للجزء السفلي في النبات . الا ان Mitchell and Coles (1955) قد استنتجا من دراسة على حشيش الشيلم بأن توفر الضوء للنبات كله او تسليط الضوء من القمة الى القاعدة كان العامل الفعال او المؤشر . وقد اوضح Langer (1972) بوجود علاقة خطية بين تكوين الاشطاء وشدة الاضاءة لنوعين من الحشائش . حيث ادى زيادة شدة الاضاءة من ٥٣٨ الى ١٨٨٤٠ لكس (حوالي ٣٨ ـ ١٣٢ واط / م٢) الى زيادة عدد التفرعات بالنبات ثلاث مرات لفترة اسبوعين بدرجة حرارة (٢١ ْم و ١٦ ْم) في النهار والليل على التوالي وعندما تكون الظروف ملائمة يزداد تكوين عدد الاشطاء في محاصيل الحبوب الصغيرة حتى يصل عدد السيقان بوحدة المساحة حده الاعلى بغض النظر عن معدل عدد البذار .

وتؤدي زيادة الكثافة النباتية الى تقليل التفرعات الابطية في الذرة الصفراء التي تكون سيقان العرانيص. وعندما تكون الكثافة عالية جداً لاتتكون أية عرانيص في النبات. ويعزى عدم تكوين العرانيص barreness هذا الى التنافس على نواتج التمثيل وذلك بسبب تقليل التمثيل الضوئي في الكثافة العالية . والتفسير المحتمل الاخر هو بقاء السيادة القمية فعالة بسبب زيادة الاوكسين في النباتات المظللة . وقد اقترح ايضاً سبب اخر وهو انخفاض فعالية انزيم nitrate reductase (Ziesrl et al. 1963) لان اختزال النترات يعتمد على التمثيل الضوئي . كما وجد ايضاً بأن

جدول (١١ ـ ٤) تأثير السماد والنيتروجين ومعدل البذار على عدد الاشطاء بالنبات .

النيتروجين (كغم / هكتار)	معدل البذار (كغم / هكتار)		
	١,١٢	٢,٢٤	٣,٣٦
صفر	١,٠٢	١,٠٠	١,٠٢
٢٠	١,١٨	١,١٢	١,٠٣
٤٠	١,٤٠	١,٣٥	١,١٦
٨٠	١,٦٨	١,٣٥	١,١٩

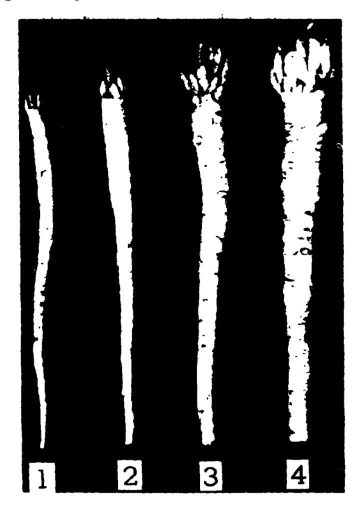
المصدر : Frey and Wiggans 1957

عدم تكوين العرانيص قد يكون بسبب نمو الحريرة (Sass and Loeffel 1959) . والذي قد يعكس اما عدم توفر نواتج تمثيل كافية او فشل تمثيل البروتين بسبب قلة اختزال النترات او كلاهما . هذا وان فشل سيقان العرانيص في بدء النمو من ابط الاوراق يرتبط بالسيادة القمية وتنظيم الاوكسين . وعندما تبدا العرانيص بالنمو فان فشلها في تكوين عرانيص طبيعية . كما يحصل احياناً قد يكون بسبب التنافس على نواتج التمثيل .

المدة الضوئية ودرجة الحرارة

تتداخل المدة الضوئية مع درجة الحرارة لتوثر على تكوين الاشطاء . وبصورة عامة تكون حشائش الموسم البارد ، ومنها الحنطة اسطاء استجابة الى الايام القصيرة ودرجات الحرارة المنخفضة في الخريف . وتشجع درجات الحرارة الدافئة تكوين التفرعات في حشيش *Paspalum dilatatum* وهو من حشائش المنطقة تحت الاستوائية ولا يوجد تأثير مضر لدرجات الحرارة العالية التي قد تصل الى ٣٥°م (Youngner 1972) .

تؤدي الفترات الضوئية الطويلة الى تقليل عدد الاشطاء معنوياً في *Oryzopsis miliaca* هو نبات استوائي (Koller and Kigel 1972) . وفي الجت وهو نبات طويل النهار . تشجع الايام القصيرة التفرع في النباتات القديمة او الكبيرة . الا ان الايام الطويلة تشجع التفرع في البادرات (Cowett and Sprague 1962) . ومع ذلك فقد تتكون براعم الاشطاء والجذر الوتدي اللحمي في بادرات البرسيم الحلو المحلول (*Melilotus* وهو نبات طويل النهار) في السنة الاولى وقد تأثرت كثيراً بالايام القصيرة في الخريف (شكل ١١ ــ ٩) . هذا وتؤثر درجة الحرارة معنوياً على تكون البراعم (Kasperbauer et al. 1962) . وبصورة عامة تؤدي زيادة درجة الحرارة وخاصة تحت الايام الطويلة الى تقليل التفرعات في مدى واسع من الانواع



شكل (١١ ــ ٩) . براعم التاج في جذور النفل العلوفي (١) آب . (٢) ايلول (٣) تشرين اول (٤) تشرين ثاني .

المعتدلة . وتشجيع درجات الحرارة العالية تكوين التفرعات في الانواع الاستوائية . هذا ويبدو ان تفرع السيقان الارضية في حشيش كنتاكي الازرق bluegrass يتحفز بالايام القصيرة بالخريف كاشطاء قائمة (جدول ١١ ـ ٥) . وكم تكون السيقان الارضية افرعاً في الربيع (Etter 1951) . ربما بسبب تأثير الايام الطويلة . وتتكون السيقان الارضية الجديدة افرعاً في الخريف وان ظهورها المبكر يساعد على تكوين كثافة جديدة .

جدول (١١ ـ ٥) تأثير طول النهار ودرجة الحرارة على عدد الاشطاء/ ١٠٠ نبات من حشيش كنتاكي الازرق .

المعاملة	عدد الاشطاء		
	١١ ساعة ضوء	١٥ ساعة ضوء	١٩ ساعة ضوء
بارد	١٦٠	١١٤	١١٦
دافيء	١٤٣	١١٦	١٠٦

المصدر ، Peterson and Loomis 1949

الماء والعناصر

يعتمد تكوين الاشطاء بدرجة كبيرة على العوامل التي تشجع النمو الخضري السريع وخاصة الماء والنايتروجين اذا كان الضوء (الزراعة على مسافات واسعة) والعوامل الاخرى متوفرة بكمية وافرة (جدول ١١ ـ ٤) . فقد وجد Langer (1972) بأن عدد الاشطاء في التيموثي خلال ثلاثة اسابيع عند استعمال ١٥٠ جزء بالمليون نتروجين كان ضعف عددها في النباتات التي اضيف اليها ٦ جزء بالمليون . وقد تطلب اربعة اسابيع للفسفور لاعطاء مثل هذه الزيادة . هذا ولم تؤدي زيادة معدل البوتاسيوم ابدأ الى مضاعفة عدد الاشطاء . ولم تحصل أية استجابة للفسفور أو

البوتاسيوم بمستويات النيتروجين المنخفضة . ويتوقف تكوين الاشطاء في الحشائش قبل التزهير ، الا ان Aspinall (1961) وجد بأن تكوين الاشطاء في الشعير يستمر حتى ظهور السنابل (بعد التزهير anthesis) مع توفر مستويات كافية من العناصر . وقد ادى الفسفور والزنك الى زيادة عدد الاشطاء في الحنطة ، الا ان ألبوتاسيوم لم يؤثر عليها (Fuchring 1969) . ويبدو من المعقول توقع تكوين الاشطاء استجابة الى النيتروجين والماء ، حيث ان توفرها بكميات كبيرة ضروري لاسناد النمو الخضري السريع . هذا وان تعويض نقص العناصر المعدنية الاخرى غالباً مايحفز تكوين الاشطاء .

الحش او الري Clipping or Grazing

ان اية معاملة سواء كانت آلية (ميكانيكية) او غير ذلك تسبب ازالة قمة الساق وقد تلغي او تهدم السيادة القمية ايضاً وتحفز تكوين الاشطا ء او الافرع مالم يكن مستوى القطع اسفل البراعم الابطية كما في حالة كون الفلقتين فوق سطح التربة اثناء الانبات الهوائي *epigeous* في نباتات ذات الفلقتين كفول الصويا . ان ازالة البراعم القمية بقطعها في فول الصويا يؤدي الى زيادة التفرع ولكن ليس له تأثير على حاصل البذور (Bauer et al. 1976) .

لقد تم الحصول على نتائج مشابهة مع الذرة الصفراء الحبوبية (Singh and Colville 1962) . كما ان ازالة الاوراق الحديثة في الحنطة فقط قد حفز انتاج الاشطاء (Laude 1975) . وتعتبر البراعم والاوراق الحديثة مصدراً للاوكسجين الذي يشجع السيادة القمية . وان القطع وازالة القمة النامية لتشجيع تكوين الاشطاء يعطي عادة نتائج سالبة من حيث زيادة حاصل الحبوب ربما بسبب فقد المساحة الورقية والنيتروجين .

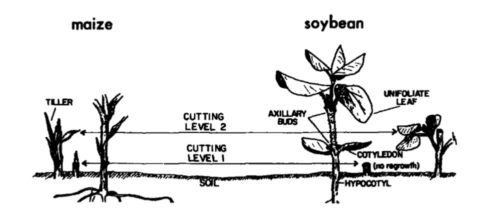
وادى ري النمو الخضري والتسميد بالنيتروجين الى تكوين سيقان ارضية قصيرة ظهرت في وقت مبكر في حشيش كنتاكي الازرق (Etter 1951) . الا ان نمو السيقان الارضية وتكوينها في حشيش brunswickgrass (*Paspalum micorae*) لم يتم بالحش والتسميد النيتروجيني (Beaty et al. 1970)

استعادة النمو الخضري Vegetative Regrowth

النباتات العلفية معرضة الى قطع كلي او جزءي وان استعادة النمو الخضري ضروري للمحافظة على استمرار الانتاج . ويؤدي رعي الحيوانات الى قطع النباتات بصورة مستمرة لكنه جزئ . اما الحش فهو ليس اختياري كما في الرعي واحياناً يؤدي الى قطع كامل للنباتات ، اعتماداً على النوع وطبيعة النمو وادارة الحقل . وتختلف استجابة النبات في استعادة النمو كثيراً بين نظامي الحش .

استعادة النمو في الحشائش REGROWTH OF GRASSES

اوضح Langer (1972) بان استعادة النمو من الاجزاء الخضرية او الاشطاء عديمة السيقان في نباتات الحشائش . وخاصة المعمرة يحدث من مناطق عديدة (شكل ١١ ــ ١٠) . تبزغ الاوراق الحديثة من التفاف الورقة (الورقة المتوسعة كاملاً لاتستعيد النمو) ، ٢) plastochrons جديد ، (٣) تكوين اشطاء جديدة من براعم الاوراق التي قد تخفزت بالحش ، (٤) ظهور السيقان الارضية الجديدة التي تصبح اشطاء طبيعية بعد خروجها فوق سطح التربة . ان الطرق العديدة لاستعادة تكوين الجيل للكساء الجديد يفسر بقاء واهمية الحشائش المعمرة للمراعي والكساء النجيلي (turf) .



شكل (١١ ــ ١٠) اعادة النمو في نباتات الذرة الصفراء وفول الصويا قطعت على مستويين فوق سطح التربة . فول الصويا (بقولي) تستعد النمو بتكوين ساق جديد من البراعم الجانبية ان لم تتلف البراعم . والذرة الصفراء (الحشائش) تستعيد النمو بتكوين اوراق جديدة بصورة مستمرة بالرغم من مستوى القطع وانتاج الاشطاء الجديدة التي عادة تتحفز بالحش .

استعادة النمو في البقوليات REGROWTH OF LEGUMES

ان استعادة نمو البقوليات محددة بتكوين سيقان جديدة ساكنة من العقد القاعدية (التاج (crown) (شكل ١١ ـ ١٠) . وقد يكون قطع النباتات شديد جداً الى حد ازالة البراعم الابطية السفلية والقدرة على استعادة النمو . كما يحصل بالاضرار المتسببة من الانجماد لنباتات البقوليات ذات البزوغ الهوائي (مثل فول الصويا) . اما في الجت وهو نبات معمر فان الحش يحفز النمو الجديد من براعم التاج الواقعة مباشرة تحت او قرب سطح التربة . واذا تأخر حصاد الجت بعد مرحلة التزهير فان السيادة القمية تفقد (كما يحدث في الحش) وتنمو سيقان جديدة من براعم التاج التي قد تزال ايضاً عند الحصاد . هذا وان ازالة السيقان الجديدة لمحصول الجت يسبب بعض المخاوف . ولكن يعتقد بعدم حدوث اضرار للمحصول القادم . وذلك بسبب استعادة النمو السريع للافرع غير المقطوعة .

وبالطبع ان ازالة او قطع سيقان الجت الجديد باستمرار كما يحصل في الرعي الجائر قد يستنزف الغذاء الاحتياطي المخزون في الجذور ويضعف الكثافة النباتية .

الغذاء الاحتياطي FOOD RESERVES

يعد الغذاء العضوي الاحتياطي ضروري لبدء النمو الجديد . وقد اظهرت دراسة النمو في الظلام بان الكاربوهيدرات تعمل كغذاء احتياطي . وقد بين Smith (1962) بان النشا والسكر الغذاء الاحتياطي في الجذور (كاربوهيدرات غير تركيبية (nonstructural carbohydrates)) تنتقل اثناء النمو في الظلام في الجت . بينما الهيميسيليلوز hemicellulose ومكونات المادة الجافة الاخرى (الكاربوهيدرات التركيبية) لاتنتقل (جدول ١١ ـ ٦) .

تحصل النباتات الحولية الجديدة عادة على الغذاء من البذور التي تحوي على كمية وفيرة من الكاربوهيدرات والزيوت والبروتينات . اما النباتات المعمرة فتساهم بغذاء احتياطي قليل في انتاج البذور . لذا فان استعادة نمو النباتات الجديدة يكون اساساً من الغذاء الاحتياطي المخزون في التراكيب الخضرية المختلفة مثل السيقان الارضية والسيقان الزاحفة والسيقان (القصب السكري) والكورمات corms (التيموثي) وقاعدة الاوراق او الجذامة stubble (وهي اجزاء السيقان المتبقية بعد قطع النباتات) (حشيش البساتين (orchardgrass) والجذور (الجت) (جدول ١١ ـ

جدول (١١ ـ ٦) مكونات جذور الشعير قبل وبعد النمو في الظلام

المكونات	قبل النمو	بعد النمو
المادة الجافة	٣٤,٢ غم	٢٦,٤ غم
النشأ	١٠,٨ ٪	صفر
الديكسترين والسكريات الذائبة	٣,٣ ٪	١,٨ ٪
السكريات الكلية	٧,٩ ٪	١,٤ ٪
الهيميسيليلوز	١٠,١ ٪	١٦,٥ ٪
النيتروجين الكلي	٢,٦ ٪	٢,٣ ٪

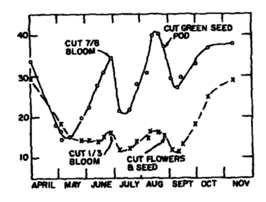
المصدر : Smith 1962

٦) . هذا وقد يكون الغذاء مخزون في اكثر من تركيب واحد لنفس النوع . وقد ستنتج Sprague and Sullivan (1950) ان استعادة النمو من حشيش البساتين *(Dactylis glomerata)* يعتمد اساساً على الغذاء المخزون في قاعدة الاوراق والجذور . ولاتنتج المحاصيل المحولة Biennials بذوراً خلال موسم النمو الاول ولكن بدلاً من ذلك تخزن كمية كبيرة من الغذاء الاحتياطي في الجذور الوتدية اللحمية كما في الكرفس celery او في السويقات petioles (حامل الورقة) وتتراكم الكاربوهيدرات الاحتياطية (الكاربوهيدرات غير التركيبية الكلية TNC) خلال فترات النمو الملائمة للتمثيل الضوئي ،الا انها اقل من المثالية لنمو الاجزاء الخضرية ، على سبيل المثال ، خلال ايام الخريف الدافئة الساطعة والليالي الباردة . تؤثر بعض العوامل المناخية وعوامل التربة وخاصة المحتوى العالي للنيتروجين في التربة تأثيراً سلبياً على تراكم الغذاء الاحتياطي . هذا ويزداد خزن الغذاء بزيادة عمر النبات .

يعتبر خزن الغذاء الاحتياطي عملية ستراتيجية مهمة لمحاصيل العلف والمراعي والكساء النجيلي turf . هذا وتختلف الانواع كثيراً فبعضها ذو قدرة على التكيف للحش او القطع بسبب طبيعة النمو المفترش prostrate والمحافظة على دليل مساحة ورقية كبيرة قرب سطح التربة بعد الحش (مثل انواع حشائش الكساء النجيلي **turf** . ويعد الجت ذو قدرة قليلة او معدومة للقيام بذلك . لذا فان تكرار الحش يجب ان يكون على اساس التوازن بين نوعية العلف والحاصل

والمحافظة على بقاء مساحة ورقية كافية لتراكم كمية وافرة من الغذاء الاحتياطي لاجل الاستمرار والبقاء . ويؤدي تكرار الحصاد الى زيادة نوعية العلف لكنه يقلل الحاصل وتراكم الغذاء الاحتياطي والاستمرارية والبقاء .

اظهرت دراسات عديدة في البقوليات والحشائش انخفاض محتوى الكاربوهيدرات الاحتياطية بعد الحش (Youngner 1972) وفي ولاية وسكانسن قد بين Graber (1927) بان وضع جدول لمواعيد الحصاد وذلك للسماح بتراكم كمية كافية من الكاربوهيدرات الاحتياطية ضروري لاجل انتاج حاصل جيد واستمرار وبقاء محصول الجت (شكل ١١ ــ ١١) . ولاحظ Carlson (1966) بان معدل الورقيات غير المنبسطة كان اكثر في نباتات البرسيم الاحمر المقطوعة من النباتات غير المقطوعة موضحاً بان منظمات النمو قد تكون عاملاً مهماً في استفادة النمو ايضاً .



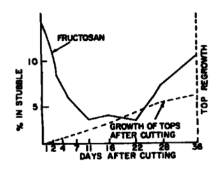
شكل (١١ ــ ١١) نسبة الكاربوهيدرات الجاهزة الكلية في جذور الجت (٥ ــ ٥) ونفل خف الطير (× ــ ×) المحصودة مرتين خلال الموسم .

ويظهر بان البقوليات كالجت تعتمد بالدرجة الرئيسية على الغذاء الاحتياطي في الجذور لاستعادة النمو بسبب ان الاوراق السفلية تصل الى مرحلة الشيخوخة وتكون المساحة الورقية الجيدة المتبقية قليلة بعد حش المحصول للدريس .

ومن ناحية اخرى نجد ان نفل خف الطير birdsfoot trefoil يحافظ على مساحة ورقية سفلية أكثر من الجت تحت ظروف الحش الجائر . لذا فان استعادة النمو يعتمد بدرجة كبيرة على الاجزاء الخضراء المتبقية . هذا وان كمية الكاربوهيدرات المخزونة في جذور نفل خف الطير تكون اقل من تلك المخزونة في

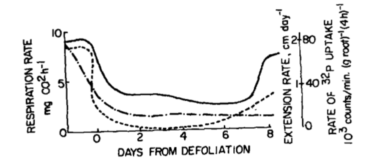
جذور الجت ، الا ان نفل خف الطير متكيف للنمو المفترش اضافة الى وجود مساحة ورقية قاعدية عالية حتى في ظروف الحش المستمر (شكل ١١ ـ ١١) . ونتيجة لذلك فان هذا النوع افضل ملائمة من الجت بكثير للحش المستمر في المراعي بمستويات قريبة من سطح الارض واقل ملائمة الى حاصل الدريس (Smith 1962) .

ان ضرورة الكاربوهيدرات الاحتياطية لاستعادة النمو في البقوليات معروف بشكل واسع ولكن يبدو ان دورها في الحشائش ثانوي نسبياً (May 1960) . ان تراكم واستنزاف الكاربوهيدرات بعد الحش مشابهة لما هو موجود في الجت شكل ١١ ـ ١٢) . وان الكاربوهيدرات غير التركيبية الكلية TNC السائدة في الحشائش المعتدلة (مثل حشيش الشيلم) هو الفركتوزان fructosan بدلاً من الكلوكوزان glucosan كما في البقوليات . وقد اقترح Davidson و Milthorpe سنة ١٩٦٦ بان خزن الكاربوهيدرات التركيبية الكلية TNC في قواعد اوراق حشيش البساتين مهم لفترة ٢ ـ ٣ يوم فقط بعد الحش ، اي لبدء النمو الجديد فقط . وفي دراسة اجراها Ward و Blaser (1961) وجدا بان استعادة النمو يعتمد على كل من الكاربوهيدرات المخزونة في الجذامة stubble (او ما تبقى من الزرع بعد الحصاد) وعلى المساحة الورقية المتبقية بعد الحش وقد انتجت الاشطاء الفردية الحاوية على كمية عالية من الكاربوهيدرات الاحتياطية مادة جافة اكثر خلال الـ ٢٥ يوم الاولى من الاشطاء ذات المحتوى القليل . وبغض النظر عن كمية الغذاء الاحتياطي فان النباتات الحاوية على نصلين لورقتين انتجت مادة جافة اكثر خلال فترة الـ ٣٥ يوم من النباتات الحاوية على جميع الاوراق مع انصالها . ويعتبر دليل المساحة الورقية المتبقي بعد الحشائش مهم جداً .



شكل (١١ ـ ١٢) . النسبة المئوية للفركتوزان في بقايا حشيش الشيلم بفترات مختلفة بعد القطع وفي القسم العلوي للنبات بنفس الفترات .

وبعد الحش الجائر لحشيش البساتين ينخفض تنفس الجذور وانتشارها وامتصاص العناصر الى مايقارب الصفر (شكل ١١ ـ ١٣) . وقد تكون الكاربوهيدرات ضرورية لاستمرار هذه الفعاليات الايضية خلال مراحل النمو المبكرة . ويتضح بان متطلبات الطاقة لاستعادة النمو قد تجهز كليا او جزئياً اذا بقيت كافية من انصال الاوراق بعد الحش لتجهيز الغذاء لبزوغ الاوراق الجديدة التي تصبح بعد وقت قصير ذاتية التغذية **autotrophic** .



شكل (١١ ـ ١٣) معدل تنفس الجذور . وتوسعها (ـ ـ ـ) . وامتصاص الفسفور المشع ^{32}P (ـ • ـ • ـ) (ـ • ـ • ـ)
في نباتات حشيش الـ *Dactylis glomerata* قبل وبعد الحش الجائر .

الخلاصة

ينشأ النمو الخضري في المرستيمات القمية والبراعم الجانبية والمرستيمات البينية للاوراق الحديثة والسلاميات. وعادة يكون النمو من المرستيمات البينية محدد بعدد من الخلايا الفعالة الثابتة او الهورمونات الضرورية التي تجهز من مصادر اخرى، (براعم واوراق حديثة). وتتكون نباتات متقزمة عندما تكون المرستيمات البينية في السلاميات خالية من هورمونات النمو وخاصة الجبريليات، الا انها تعود الى الحجم الطبيعي اذا جهزت الجبريلينات من مصدر خارجي. وتستجيب المرستيمات البينية الى كل من الجبريلينات والضوء الاحمر البعيد. على سبيل المثال، تستطيل السلامية الاولى (mesocotyl) في الحشائش في الظلام = الضوء تحت الاحمر far-red (٧٣٠ نانوميتر) او اذا عوملت بالجبريليات او ثبطت بالضوء الاحمر (٦٦٠ نانوميتر). وتشير المرستيمات البينية الاخرى الى تنظيم الفايتوكروم لها.

تنشأ الاوراق كنتوء جانبي او محيطي للقمة النامية او البراعم القمي في فترة زمنية ثابتة تسمى plastochron . وان عدد الـ plastochron يكون غير محدد لحين نشوء الازهار. وهو وقت انتاج نشوء الاوراق الذي يؤدي الى نشوء النورات الزهرية.

تحوي وحدة منطقة النمو الفايتومير phytomer على ساق وعقدة وسلامية وغمد الورقة (سويق petiole والصفيحة وبرعم ابطي. وان عدد الفايتومترات phytomers (مثلاً عدد الاوراق المتكونة) سواء كانت تتحدد بالمدة الضوئية كما في فول الصويا او درجة الحرارة (تعجيل التزهير) كما في محاصيل الحبوب الشتوية تختلف باختلاف النوع وعادة تحوي على ٧ ـ ٩ لاغلب محاصيل الحبوب الصغرى، ١٠ ـ ١٦ بالنسبة لفول الصويا و ١٤ ـ ٢١ لهجن الذرة الصفراء الامريكية. وان عدد الاوراق المتميزة يكون من ٣ ـ ٥ في جنين بذور الحشائش الناضجة. وتحوي عادة بذور الذرة الصفراء على خمسة اوراق والحنطة على اربعة اوراق.

ويختلف الحجم النهائي للورقة باختلاف موقعها العمودي على النبات، وتلائم درجات الحرارة العالية والاشعة المنخفظة تكوين اوراق طويلة ورقيقة، اما درجات الحرارة المنخفضة والاشعة العالية فتلائم تكوين اوراق قصيرة وسميكة وذات وزن نوعي ورقي عالى. وتكون عادة الاوراق السفلية في النبات ذات مساحة اقل نسبياً وارق من الاوراق العلوية. وتصل مرحلة الشيخوخة قبل نضج النبات وخاصة

في المحاصيل المزروعة بكثافة عالية . وتساهم الاغماد والسويقات بدرجة اقل واجزاء النبات الاخرى غير الورقية مساهمة جوهرية بالتمثيل الضوئي اعتماداً على النوع .

ينمو الساق من المرستيم البيني في قاعدة السلامية . هذا ولا يوجد في بعض الانواع (عديمة الساق stemless نمو يذكر للسلاميات ماعدى استطالة السلامية الاخيرة كساق التزهير . وتبقى الحشائش المعتدلة عديمة الساق حتى ابتداء التزهير . وقد تستأنف البراعم الموجودة في اباط الاوراق النمو الفعال لانتاج اشطاء خضرية او افرع جانبية وانتاج سيقان تكاثرية كسيقان وعرانيص الذرة والنورات الزهرية في فول الصويا وهذا يعتمد على عمر النبات والمدة الضوئية . وتنمو السيقان او الاشطاء من اغماد الاوراق الحية للحشائش (intravaginal) بصورة قائمة وتكون الساق الرئيسي .

اما الاشطاء او الافرع التي تنمو من اغلفة ورقية ميتة فتكون عادة في المحور السفلى من الساق فيكون فيها النمو افقي كالسيقان الزاحفة والارضية . وتتجه السيقان الارضيــة الــى الاعــلى لتكون سيقان قائمة طبيعية اعتماداً على التركيب الوراثي والبيئة . وتحدد طبيعة التفرع الى حد ما مدى بقاء النوع حياً من سنة الى اخرى

ولنوعية الاضاءة تاثير كبير على نمو السلامية وخاصة الضوء الاحمر (٦٦٠ نانوميتر) والضوء تحت الاحمر (٧٣٠ نانوميتر) . وتستطيل السويقة الجنينية الوسطى (السلامية الاولى) في بادرات الحشائش الى ان تستهلك المركبات العضوية الاحتياطية في الظلام (الضوء تحت الاحمر) . وفي الحشائش يحمي التفاف الاوراق (pseudostem) النمو المرستيمي البيني باستطالة السيقان الحديثة من الضوء . وهكذا فان تاثير الظلام او الاشعاعات الحمراء يكون فعالاً ويصبح النمو تحت تنظيم الفايتوكروم كما لوحظ في السلامية الاولى mesocotyl . ويؤثر التركيب الوراثي وميسورية الاضاءة (يرتبط بالكثافة النباتية) ودرجة الحرارة والرطوبة والخصوبة ومنظمات النمو بدرجة كبيرة على السيادة القمية ونمو البراعم الابطية وانتاج الاشطاء والافرع . وقد يحفز الحش والرعي او نشوء النورة الزهرية التوازن الهورموني ومع السيادة القمية يؤدي هذا الى تكوين الاشطاء من التاج او البراعم الابطية . يحصل استعادة النمو في الحشائش من الاشطاء البينية والسيقان الارضية المتجهة الى الاعلى واستمرار توسع الورقة من المرستيم البيني للاوراق البازغة . ويعد الغذاء الاحتياطي في الحشائش عامل مهم في نشوء اسطح اوراق جديدة . وخلال ايام معدودة يصبح النبات ذاتي التغذية . ان انسجة التمثيل الضوئي المتبقية عند قاعدة

النبات بعد الحش كما في انواع حشائش الكساء النجيلي turf قد تقلل الحاجة او تعوض عن متطلبات الغذاء العضوي الاحتياطي المخزون . بالمقارنة مع نباتات مثل الجت التي تحوي على اوراق معدودة بعد القطع فانها تحتاج الى كمية كبيرة من الغذاء الاحتياطي المخزون لدعم النمو الجديد واستمرار وبقاء النباتات حية في الحقل .

References

Arber, A. 1934. The Gramineae: A Study of Cereals, Bamboo, and Grass. New York: Macmillan.
Aspinall, D. 1961. Aust. J. Biol. Sci. 14:493–505.
Aspinall, D., and L. G. Paleg. 1963. Bot. Gaz. 124:429–37.
Bauer, M. E., J. W. Pendleton, J. E. Beuerlein, and S. R. Ghorashy. 1976. Agron. J. 68:709–11.
Beatty, D. 1982. AGR 240-14. Murray State University.
Beaty, E. R., J. D. Powell, and R. M. Lawrence. 1970. Agron. J. 62:363–65.
Bunting, A. H., and D. S. H. Drennan. 1966. In The Growth of Cereals and Grasses, ed. J. D. Ivins and F. L. Milthorpe. London: Butterworth.
Carlson, G. E. 1966. Crop Sci. 6:419–22.
Christ, R. A. 1978. J. Exp. Bot. 29:603–10.
Cowett, E. R., and M. A. Sprague. 1962. Agron. J. 54:294–97.
Crookston, R. K., D. R. Hicks, and G. R. Miller. 1976. Crops Soils 28:7–11.
Cross, H. Z., and M. S. Zuber. 1973. Agron. J. 65:71–74.
Davidson, J. L., and F. L. Milthorpe. 1966. Ann. Bot. n.s. 30:185–98.
Duncan, W. D. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge University Press.
Etter, A. G. 1951. Mo. Bot. Gard. Annu. 38:293–375.
Frey, K. J., and S. C. Wiggans. 1957a. Agron. J. 49:48–50.

______. 1957b. Proc. Iowa Acad. Sci. 64:160–67.
Friend, D. J. C. 1966. In The Growth of Cereals and Grasses, ed. J. D. Ivins and F. L. Milthorpe. London: Butterworth.
Fuehring, H. D. 1969. Agron. J. 61:591–94.
Gardner, F. P., and M. J. Kasperbauer. 1961. Iowa State J. Sci. 35:311–18.
Gardner, F. P., and W. E. Loomis. 1953. Plant Physiol. 28:201–17.
Goodin, J. R. 1972. In The Biology and Utilization of Grasses, ed. V. B. Youngner and C. M. McKell. New York: Academic Press.
Graber, L. F. 1927. Univ. Wis. Res. Bull. 80.
Hanway, J. J., and C. R. Weber. 1971. Agron. J. 63:227–30.
Humphries, E. C., and A. W. Wheeler. 1963. Annu. Rev. Plant Physiol. 14:385–410.
Jacobs, W. P. 1947. Am. J. Bot. 34:361–70.
Jewiss, D. R. 1966. In The Growth of Cereals and Grasses, ed. J. D. Ivins and F. L. Milthorpe. London: Butterworth.
Johnson, H. W., H. A. Borthwick, and R. C. Leffel. 1960. Bot. Gaz. 122:77–95.
Kasperbauer, M. J., F. P. Gardner, and W. E. Loomis. 1962. Plant Physiol. 37:165–70.
Koller, D., and J. Kigel. 1972. In The Biology and Utilization of Grasses, ed. V. B. Youngner and C. M. McKell. New York: Academic Press.
Kretchmer, P. M., J. L. Ozbun, S. L. Kaplan, D. R. Laing, and D. H. Wallace. 1977. Crop Sci. 17:797–99.
Langer, R. H. M. 1954. Br. J. Grassl. Soc. 9:275.
______. 1956. Ann. Appl. Biol. 44:167–87.
______. 1972. How Grasses Grow. London: Edward Arnold.
Laude, H. M. 1975. Crop Sci.15:621–24.
Leopold, A. C. 1949. Am. J. Bot. 36:437–40.
May, L. H. 1960. Herb. Abstr. 30:239–45.
Milthorpe, F. L., and J. Moorby. 1974. An Introduction to Crop Physiology. London: Cambridge University Press.
Mitchell, K. J. 1953. Physiol. Plant. 6:425–43.
Mitchell, K. J., and S. T. G. Coles. 1955. Herb. Abstr. 25:235.
Murata, Y., and S. Matsushima. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge Unversity Press.
Nelson, C. J., K. J. Treharne, and J. P. Cooper. 1978. Crop Sci. 18:217–20.
Nittler, L. W., and T. J. Kenny. 1976. Agron. J. 68:395–97.
Peterson, M. L., and W. E. Loomis. 1949. Plant Physiol. 24:31–43.

Ralph, W. 1982. CSIRO Q. Rep., pp. 4–9.
Robinson, M. J. 1968. J. Appl. Ecol. 5:575–90.
Sachs, R. M. 1965. Annu. Rev. Plant Physiol. 16:73–96.
Sass, J. E., and F. A. Loeffel. 1959. Agron J. 51:984–86.
Sharman, B. C. 1942. Ann. Bot. n.s. 6:245–82.
______. 1945. Bot. Gaz. 106:269–89.
Shibles, R., I. C. Anderson, and A. H. Gibson. 1975. In Crop Physiology, ed. L. T. Evans. London: Cambridge University Press.
Singh, S. S., and W. L. Colville. 1962. Agron. J. 54:484–86.
Smith, D. 1962. Crop Sci. 2:75–78.
Sprague, V. G., and J. T. Sullivan. 1950. Plant Physiol. 25:92–102.
Thorne, G. H. 1959. Ann. Bot. n.s. 23:365–70.
Vanderhoef, L. H., P. H. Quail, and W. R. Briggs. 1979. Plant Physiol. 63:1062–67.
Ward, C. Y., and R. E. Blaser. 1961. Crop Sci. 1:366–70.
Westmore, R. J., and T. A. Steeves. 1971. In Plant Physiology: A Treatise, vol. 1A, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press.
Windscheffel, J. A., R. L. Vanderlip, and A. J. Cassady. 1973. Crop Sci. 13:215–18.
Youngner, V. B. 1972. In The Biology and Utilization of Grasses, ed. V. B. Youngner and C. M. McKell. New York: Academic Press.
Zieserl, J. F., W. L. Rivenbark, and R. H. Hageman. 1963. Crop Sci. 3:27–32.



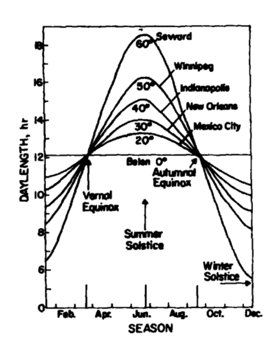
التزهير والاثمار

Flowerong and Fruiting

يعد انتاج البذور احياناً الهدف الرئيسي في انتاج المحاصيل . ان انتاج البذور حصيلة احداث فسيولوجية ومورفولوجية عديدة تؤدي الى التزهير والاثمار استجابة للفترة الضوئية *photoperiod* (طول النهار) ودرجة الحرارة . وان استجابات التزهير والاثمار لهذه العوامل البيئية كانت موضع بحث مكثف لمدة اكثر من خمسون عاماً .

ادت الدراسات التي قام بها (1920 ، 1923 ، 1925) Garner and Allard الى تشخيص الفترة الضوئية كعامل بيئي ينظم التزهير . اما الدراسات الحديثة فقد اوضحت بان طول الليل *nyctoperiod* بدلاً من طول النهار هو العامل المحدد الفعلي في تنظيم استجابات النبات . وعند اعتراض فترة الظلام بفترة اضاءة قصيرة ذات طاقة منخفضة يحصل تأثير النهار الطويل long-day effect بينما اعتراض فترة الاضاءة بفترة ظلام لم يؤثر على التزهير . وقد اوضحت الدراسات الاخيرة التي قام بها علماء من وزارة الزراعة الامريكية USDA بان صبغة الفايتوكروم *phytochrome* المستقبلة للضوء هي المنظمة للعمليات التكوينية مثل التزهير واوضحوا كيف يستجيب الفايتوكروم لنوعية الاضاءة في الجزء الاحمر من الطيف . ان دور الاوراق الناضجة كموقع لانتاج مخفز التزهير (الهورمون) وانتقاله وتحفيزه للمرستيمات كانت مواضيع لابحاث عديدة منذ عمل الرواد الاوائل .

يحدد موقع العرض والوقت من السنة (زاوية الشمس) الفترة الضوئية ودرجة الحرارة . وكلاهما يتغاير كثيراً من موسم لآخر ومن خط الاستواء الى القطبين . وبالرغم من ان الفترة الضوئيه ثابتة خلال السنة . الا انها قد تختلف بحوالي ٢٤ ساعة / يوم بين شهر حزيران وكانون اول (انقلاب الشمس الصيفي او الشتائي) عند القطبين (شكل ١٢ ـ ١) .



شكل (١٢ ـ ١) التغير الموسمي في طول النهار (من شروق الشمس الى غروبها) وعلاقته مع خطوط العرض
(Leopold and Kriedemann 1975)

ان الدور السائد للفترة الضوئية ودرجة الحرارة على التزهير والاثمار واخيراً على انتاج البذور يؤكد اهمية اختيار الصنف . هذا وان اصناف فول الصويا الحساسة للفترة الضوئية متكيفة لمدى ضيق من خطوط العرض . واحياناً لاتزيد عن ٢٠٠ ـ ٢٥٠ كم .

ان الماء والعناصر الغذائية والعوامل الاخرى هي التي تستطيع فقط تحوير او التأثير على الاستجابة للفترة الضوئية ودرجة الحرارة . ومن جهة اخرى يمكن انتاج بعض المحاصيل مثل الطماطة غير الحساسة للفترة الضوئية في اي خط عرض ضمن مدى واسع من درجات الحرارة .

التحول الى التزهير Transition to Flowering

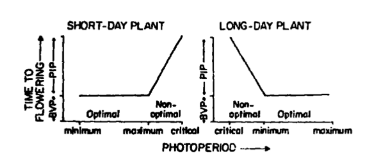
تنتج مرستيمات الساق اما اوراقاً او منشئات نورة زهرية inflorescence primordia اعتماداً على الفترة الضوئية ومدى التداخل مع درجات الحرارة . وتكون الانواع غير محددة النمو Indeterminate الاوراق اولاً . وفي بعض الانواع ينتج نفس البرعم الاوراق اولاً ثم تراكيب زهرية واوراق مرة اخرى . وفي

النباتات الحولية (وحيد الاثمار *monocarpic*) يؤدي تحول البرعم الخضري (انتاج الاوراق) الى التزهير وبالتالي الى توقف انتاج اوراق اخرى . ويعتقد بان التزهير في مثل هذه النباتات نهاية لمصادر الطاقة المتوفرة . ويموت النبات بعد حصول التزهير والاثمار . ويسمى مثل هذا النمو بالنمو المحدود determinate . فقد يستمر النمو الخضري بدون نهاية منفصلاً عن التزهير او يحصل معه بنفس الوقت . وتملك البراعم الجانبية غذاء احتياطي كافي لتجديد النمو الخضري اذا توقف انتاج الاوراق عند حصول التزهير في السيقان القديمة كما يحصل في الجت . او ان السيقان القديمة تستمر بالنمو كما في الاشجار . اما الانواع المحولة Biennials فانها تنتج نمو خضري (تورد rosette) عديم السيقان في السنة الاولى وسيقان وازهار وثمار في السنة الثانية . وهي طبيعية نمو وحيد الاثمار monocarpic مشابهة جداً لطبيعة نمو الانواع الحولية .

التزامن الضوئي **Photoperiodism**

ان اول من لاحظ تاثير طول النهار على التزهير هما Tournis في فرنسا و Kleb. في المانيا في بداية القرن الحالي (Evans 1969) . وبالرغم من ان هذين الباحثين جاءوا بالقرب من تميز التزامن الضوئي . الا ان الاكتشاف الحقيقي يعود فضله الى عالمين امريكيين من وزارة الزراعة الامريكية USDA وهما W. W. Garner و H. A. Allard (1920 ، 1923 ، 1925) عندما عملاً بالقرب من واشنطن العاصمة . وقد استخدموا مصطلح التزامن الضوئي *photoperiodism* لتعريف استجابة النبات الى طول النهار . لقد كانت ملاحظتهم حول صنفين لمحصولين قصيري ـ النهار هما صنف تبغ 'Maryland Mammoth' وصنف فول الصويا 'Biloxi' من مجموعة النضج VIII . ولم ينتج نبات التبغ ازهاراً خلال موسم النمو في الحقل في خط عرض منطقة واشنطن . الا انه قد انتج ازهاراً في الخريف والشتاء عندما نقلت النباتات الى البيت الزجاجي . وقد ازهرت السيقان الابطية من النباتات القصيرة النامية في البيت الزجاجي في ايام الشتاء القصيرة الا انها بقت في مرحلة النمو الخضري عند الانبات في الربيع عندما كانت الايام طويلة . وقد لاحظ Garner و Allard نباتات فول الصويا صنف 'Biloxi' النامية في الحقل حيث نضجت النباتات المزروعة في بداية الربيع الى منتصف الصيف تقريبا بنفس الوقت في الخريف وقد استنتجوا بان

صنف التبغ 'Maryland Mammoth' وصنف فول الصويا 'Biloxi' ازهرت استجابة لطول النهار تحت طول نهار حرج معين وهي نباتات النهار القصير short-day plants . وقد بينت ملاحظتهما حول عدد من الانواع بوضوح ان توافق الايام القصيرة والليالي الطويلة في دورة ٢٤ ساعة يشجع على التزهير في عدد من الانواع . بينما العكس يشجع التزهير في انواع اخرى . هذا وان بعض الاصناف غير حساسة لطول النهار . ومع ذلك فان النباتات الحساسة للمدة الضوئية لاتتطلب طول نهار معين لحصول التزهير . الا ان التزهير يكون مثالي في مدى واسع من طول النهار . وعادة تصبح النباتات اقل حساسية لمدة الضوء بتقدم العمر (شكل ١٢ ـ ٢) . ان طول النهار الأكثر من المثالي يؤخر تزهير نباتات قصيرة النهار لحين حصول طول نهار حرج . اما طول النهار الاكثر من الحرج فانه سوف يؤدي الى بقاء النباتات في مرحلة النمو الخضري . ويحصل نفس الشيء لنباتات النهار الطويل عندما تنمو في طول نهار أقصر من الطول الحرج حيث تبقى في مرحلة النمو الخضري . وان كلا النوعين من انواع المحاصيل اصبحت حساسة لظروف الحث الضوئي بعد اكمال المتطلبات لمرحلة النمو الخضري الاساسية basic vegetative phase (BVP) (Vergara and Chang 1976; Major 1980).



شكل (١٢ ـ ٢) نموذج عام لاستجابة النبات لطول النهار . (BVP) مرحلة النمو الخضري الاساسية (PIP) مرحلة حث الفترة الضوئية (Major 1980)

وبالرغم من تعقيدات استجابة النباتات لمدى اطوال النهار والتداخلات العديدة مع العوامل البيئية الاخرى . فان التقسيم التالي الذي وضعه Hillman (1962)مفيد في فهم استجابات طول النهار لانواع المحاصيل والنباتات البرية .

١ ـ نباتات النهار القصير(Short-day plants (SDP يتحفز التزهير في هذه النباتات بطول النهار الاقصر من الحد الاعلى الحرج (الذي يختلف بين الانواع والاصناف) وعادة تتاثر بالعوامل البيئية الاخرى مثل درجة الحرارة (1973 (Kasperbauer . ويعد صنف التبغ 'Maryland Mammoth' وصنف فول الصويا 'Biloxi' والحسك cocklebur من الامثلة التقليدية للنباتات النهار القصير . وبما انها حساسة جداً لمدة الضوء لذا فانها قد استخدمت في دراسات عديدة لمدة الضوء .

٢ ـ نباتات النهار الطويل (Long-day plants (LDP يتحفز التزهير بطول النهار الاطول من الحد الادنى الحرج (الذي يتاثر بالتركيب الوراثي والعوامل البيئية) . ويعد صنف الشعير 'Wintex' ونبات السكران الاسود black henbane (*Hyoscyamus niger*) ، وهي نباتات محوله biennial امثلة تقليدية لنباتات النهار الطويل وقد استخدمت بصورة مكثفة في ابحاث مدة الضوء .

٣ ـ نباتات النهار القصير ـ الطويل Short-long-day plants يتحفز التزهير في هذه النباتات بتعريضها مرات متتالية الى النهار القصير قبل تعرضها الى النهار الطويل . ويقع ضمن هذه المجموعة عدد من انواع المناطق المعتدلة ، والحشائش المعمرة (مثل حشيش البساتين orchardgrass) هذا وان استجابتها اكثر تعقيداً مما ذكر بسبب حاجتها لمدة باردة (تعجيل التزهير (vernalization) بين تعرضها للايام القصيرة والطويلة (Gardner and Loomis 1953) .

٤ ـ نباتات النهار الطويل ـ القصير (Long-short-day plants (LSDP يتحفز التزهير في هذه النباتات بتعرضها مرات متتالية الى النهار الطويل قبل تعرضها الى النهار القصير . ويعد نبات Night jasmine (*Cestrum nocturnum*) من نباتات النهار الطويل ـ القصير .

٥ ـ نباتات النهار المتوازن (محايده) (Day-neutral plants (DNP ان التزهير في هذه النباتات غير حساس لمدة الضوء الا انه يرتبط بعامل العمر age factor . ويحصل عادة التزهير بعد وصول النبات حدا ادنى من العمر او الحجم . وتعد نباتات الطماطة والهندباء Dandelion و buckwheat من نباتات النهار المتوازن . وان هذه الانواع متكيفة لاي طول عرض ضمن مدى واسع من درجة الحرارة . وعلى سبيل المثال يمكن انتاج صنف طماطة 'Big Boy' من

ولاية المسيسبي الى كندا . وتوجد نباتات عديدة اصلها من المناطق الاستوائية ذات نهار متوازن الا ان بعضها يكون قصيرة النهار (مثل اصناف فول الصويا الاستوائية) .

وكما سبق ذكره فان تقسيم استجابة النباتات قد تم على اساس علاقة التزهير بطول النهار (مدة الضوء في دورة ٢٤ ساعة) . الا ان العامل المنظم الحقيقي هو طول مدة الظلام *nyctoperiod* بدلاً من طول مدة الضوء . هذا وان بعض النباتات لاتقع في اي قسم من هذه الاقسام . على سبيل المثال يعتبر عباد الشمس من نباتات النهار الطويل في المراحل الاولى من نموه الا انه يصبح غير حساس الى مدة الضوء بتقدم العمر .

وعموما يمكن الافتراض بان المحاصيل والانواع البرية التي تزهر وتثمر في منتصف الصيف من نباتات النهار الطويل . وتلك التي تزهر وتثمر في الخريف من نباتات النهار القصير . وان المحاصيل الشتوية الحولية (الحنطة) والمحولة (البنجر السكري) وعدد من المحاصيل الحولية (حشيش البساتين) نباتات اجبارية النهار الطويل . ومع ذلك فان هذه النباتات تزهر فقط بعد تعجيل التزهير او تعرضها لفترة برد . وتعتبر الذرة الصفراء والذرة البيضاء وفول الصويا من نباتات النهار القصير . وهناك تداخل كبير بين مديات النباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل .

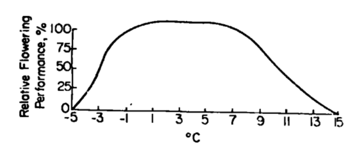
يمثل تقسيم او وضع استجابة تزهير اصناف فول الصويا المتكيفة لخطوط العرض الشمالية ذات ايام الصيف الطويلة مشكلة مشوقة . وتستطيع هذه الاصناف تـــزهير (مجموعة النضج 00,0) في ايام يكون فيها طول النهار من ١٦ ـ ١٨ ساعة بينما طول النهار الحرج للصنف 'Biloxi' حوالي ١٢ ساعة . ومع ذلك . فان تقسيم او وضع اصناف اخرى غير نباتات النهار القصير مع مثل هذه الاصناف يكون غير صحيحاً لان التزهير يحصل بوقت مبكر او بايام اقل بنباتات ذات عقد قليلة عند تقليل مدة الضوء (على سبيل المثال من ١٦ الى ٨ ساعات) .

التزامن الحراري (تعجيل التزهير)

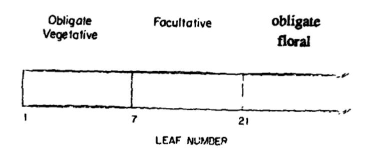
Thermoperiodism (Vernalization)

بالرغم من ان درجة الحرارة بشكل عام تحور او تغير استجابة الانواع او الاصناف لمدة الضوء (Thomas and Raper 1982) . فقد وجد بان عدد من الانواع يحتاج الى مدة من ٢ ـ ٦ اسابيع من درجات الحرارة المنخفضة او القريبة من الانجماد (١٠ م او اقل) لاجل حضول التزهير تحت مدة ضوء طويلة في الربيع (Lang . 1951) (Schwabe 1957) . وتسمى معاملات البرودة هذه بتعجيل أو تنشيط التزهير *vernalization,* وهي عادة فعالة بين ٢ و ١٠ م (شكل ١٢ ـ ٣) . وان استجابة النباتات المعرضة للبرودة تكون استجابة كمية (مطلقة) سوأ حدث التزهير ام لم يحدث . ويجب ان تكون مدة التعرض للبرودة من عدة ايام الى عدة اسابيع وذلك اعتماداً على النوع . وتتطلب انواع النباتات الحولية الشتوية والمحولة وعدد من النباتات المعمرة ذات المناطق المعتدلة الى تعجيل التزهير لاجل حصول التزهير . ويتطلب عدد من بذور وابصال وبراعم الانواع ذات المناطق المعتدلة التنضيد او التطبق *stratification* (عدة اسابيع من البرودة والرطوبة) لكسر السكون وتحفيز النمو (انظر الفصل التاسع) .

ان تعجيل التزهير يعني عمل يشابهه الربيع اي تشجيع التزهير استجابة لطول النهار خلال الربيع . ان استجابة محاصيل الحبوب الصغيرة الشتوية مثل الحنطة والشيلم مشابهة لاستجابة انواع الربيع بعد تعجيل التزهير وكلاهما يزهر في مدة ضوئية طويلة بعد انتاج سبعة اوراق كحد ادنى ـ (Purvis and Gregory 1937) ان تكوين النورة الزهرية في قمة ساق الشيلم يكون استجابة لتعجيل التزهير كما يلي (شكل ١٢ ـ ٤) .



شكل (١٢ ـ ٣) نموذج عام لاستجابة النبات الى درجة الحرارة خلال تعجيل التزهير .



شكل (١٢ـ ٤) تكوين ازهار الشيلم الشتوي وعلاقة ذلك بمحفزات تعجيل التزهير . وتكون الانواع المحثة والربيعية اجبارية النمو الخضري لمرحلة سبعة اوراق . وتستجيب للتزهير بعد سبعة اوراق اذا حثت (تعجيل التزهير) في حالة الانواع الشتوية . وتكون اجبارية على التزهير بعد مرحلة ٢١ ورقة (Purvis and Gregory 1937) .

١ ـ منشات قمة الساق من واحد الى ٧ سبعة اوراق **plastochrons** إجبارية .

٢ ـ منشأت ٨ الى ٣١ تكون اختيارية اي انها قادرة على تكوين اما تراكيب ورقية او زهرية اعتماداً على شدة تعجيل التزهير .

٣ ـ منشأت رقم ٢١ واكثر اجبارية على تكوين الازهار .

لقد تم انتخاب الاصناف الحديثة مثل المحاصيل المحولة كالبنجر السكري والكرفس **celery** ذات احتياجات عالية لتعجيل التزهير بسبب ان السيقان المنتجة للنورات الزهرية في السنة الاولى غير مرغوبة في المحصول التجاري . وقد انتجت الانواع الحولية (التي تزهر بدون الحاجة الى تعجيل التزهير) مثل البنجر السكري المحول ونبات السكران الاسود والبرسيم الحلو .

موضع تعجيل التزهير LOCUS OF VERNALIZATION

تبين الدلائل بان تحفيز البرودة يكون في المرستيمات او البراعم بدلاً من الاوراق . وهي اربعة ظواهر وكما يلي :

١ ـ يحصل تعجيل التزهير في البذور المتشربة بسهولة

٢ ـ يكون تعريض الاوراق او الجذور او السيقان فقط الى البرودة غير فعال **(Salisbury 1963)** .

٣ ـ يحصل تعجيل التزهير احيانا للبذور وهي لا تزال على النبات الام في مرحلة التكوين عند استمرار البرودة قبل جفافها .

٤ ـ النباتات الناتجة من براعم عرضية من اوراق عرضت لتعجيل التزهير تكون قد حفزت لانتاج الازهار (Wellensiek 1962)

فقد تعجيل التزهير LOSS OF VERNALIZATION

يمكن ان يفقد تعجيل التزهير في البذور عند تعرضها الى ظروف غير ملائمة مثل الجفاف او درجات الحرارة العالية (٣٠ ـ ٣٥°م) لعدد من الايام (Purvis and Gregory 1937; Iangad Melchers 1947) ومن الصعب التوفيق بين هذه النتائج والتطبيقات الزراعية التي يؤيدها Lysenko في الاتحاد السوفيتي لتعجيل التزهير في محاصيل الحبوب الشتوية وحفظها للزراعة الربيعية. ويبدو ان حفظ البذور في حالة جافة سوف يؤدي الى فقد تعجيل التزهير. وعلى اية حال ان تطبيق Lysenko لم يستمر في اي مكان في العالم ربما بسبب توفر الاصناف الربيعية المتكيفة.

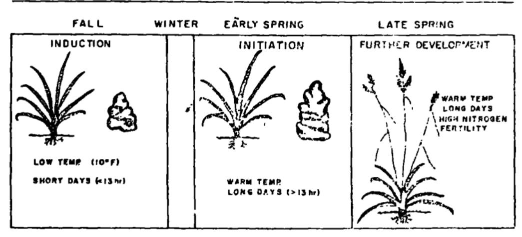
ان تعجيل التزهير في بعض الحشائش المعمرة يكون اكثر تعقيداً فعلاوة على حاجتها الى درجات منخفضة فان وجود مدة ضوئية قصيرة ضروري لمثل هذه الانواع (Peterson and Loomis 1949; Cooper 1950). ويحصل حث التزهير في نباتات حشيش البساتين بصورة طبيعية في ١٥ تشرين ثاني في مدينة أيمز Ames في ولاية ايوا (تقع على خط عرض ٤٢° شمالاً) (Gardner and Loomis 1953). لم يلاحظ حاجة النباتات المحولة والحولية الشتوية الى مدة ضوئية قصيرة مع درجة حرارة منخفضة. اي انها تحتاج الى البرودة فقط لاجل حث التزهير في مثل هذه الانواع.

التزهير Flowering

حث الازهار FLORAL INDUCTION

لقد ميز Gardner و Loomis ثلاثة مراحل واضحة في تزهير حشيش البساتين لكل منها متطلبات ضوئية وحرارية واضحة (شكل ١٢ ـ ٥).

١ ـ حث الازهار : ان انتاج محفز التزهير (تغير كيمياوي في قمة الساق) استجابة لدرجات الحرارة المنخفضة (لاتساعد على النمو) وللايام القصيرة في الخريف.



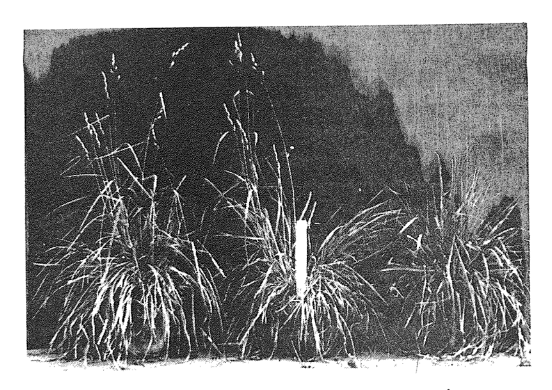
شكل (١٢ ـ ٥) العلاقة بين تزهير حشيش البساتين ودرجة الحرارة والفترة الضوئية الموسمية (Gardner and Loomis 1953)

٢ ـ نشوء الازهار Floral initiation. : تحول الاجزاء الخضرية المحثة مورفولوجياً الى منشئات الازهار استجابة الايام الطويلة الدافئة المعتدلة في الربيع .

٣ ـ تكوين الازهار اللاحق : نمو وتكوين منشئات الازهار الى ازهار ناضجة ونورات زهرية استجابة للايام الطويلة ودرجات الحرارة الدافئة المعتدلة في الربيع (تتشجع ايضاً بالتسميد النتروجيني العالي) .

لم ينتقل محفز التزهير في حشيش البساتين المنتج في السيقان المعرضة الى ظروف الحث الى الاشطاء التي لم تتعرض الى درجات حرارة منخفضة او ايام قصيرة بالرغم من وجود اتصال عضوي (شكل ١٢ ـ ٦) .

ان حقيقة تزهير الاشطاء المعرضة للضوء فقط وعدم تزهير الكثير من الاشطاء المخفية بين اغمدة الاوراق يدعم النظرية القائلة بان الاوراق هي عضو استلام فترة الضوء .



شكل (١٢ ـ ٦) تأثير الفترة الضوئية على نباتات حشيش البساتين (النبات الوسطي مقسم الى جزئين). السيقان الى اليسار عرضت الى درجات حرارة باردة وفترة إضاءة لمدة ٩ ساعات (وهي بيئة تشجع حث التزهير) . السيقان الى اليمين عرضت الى درجات حرارة باردة وفترة إضاءة ١٨ ساعة خلال فترة الحث . وقد تكونت الازهار بعد تحويل النباتات الى ايام طويلة دافئة . وان كل سندانة (إص) تمثل نبات فردي ذو أشطاء عديدة (Gardner and Loomis 1953)

ان استجابة المراحل الثلاثة عادة غير واضحة في التزهير في اغلب الدراسات ، هذا بالرغم من انها من المحتمل ان تكون شائعة بين الانواع وعادة يكون التاكيد على انتاج محفز التزهير (حث الازهار) وتكوين الازهار (**floral-expression**) . ان اغلب الدراسات التقليدية للتشريح المجهري لبراعم نباتات فول الصويا والحسك توضح التغيرات المورفولوجية الاولية المسماة نشوء الازهار . ان متطلبات الحث على الازهار ونشوء الازهار متساوية في نباتات النهار القصير مثل فول الصويا بالرغم من ان هاتين المرحلتين غير منفصلتين كما في حشيش البساتين . ويبدو أن متطلبات نشوء الازهار وتكوين الازهار تختلف في فول الصويا ، حيث يبدأ نشوء النورات الزهرية بعد الحث تحت الايام الطويلة . الا ان الاوراق تجهض aborted (تسقط) اذا بقيت النباتات تحت الايام الطويلة بعد نشوء الازهار (Fisher 1962) .

وبمساعدة المجهر لتكبير شرائح منشئات الازهار تم توضيح مراحل تكوين الازهار في الحسك (Salisbury 1955) وفول الصويا (1938 and Parker (Borthwick والرغل lambsquarters (1964 (Kasperbauer et al. انتجت النباتات قصيرة النهار المحثة ضوئياً منشئات الازهار الايام الطويلة . هذا وتنعكس درجة الحث في درجة و/او ومعدل تكوين الازهار . وكما ذكرنا مسبقاً ، ان فول الصويا يجهض ازهاراً وثماراً عند نموه في ايام طويلة (٢٠ ساعة ضوء) بالرغم من الحث الضوئي تحت فترات ضوئية قصيرة (Fisher 1962) • وبالتالي فان التشريح المجهري وتحديد مراحل تكوين نشوء الازهار ضروري لدراسة حث الازهار في نباتات النهار القصير مثل فول الصويا .

ان بقاء النباتات تحت ظروف النهار القصير سوف يسبب النشوء ولكن سوف يزيد ايضاً من انتاج محفز حث التزهير .

الحد الادنى للعمر Minimum Age

ان اغلب الانواع لاتستجيب للمدة الضوئية خلال مراحل النمو الاولى من مرحلة النمو الخضري. لذا يتطلب حصول حد ادنى لعمر وحجم ومرحلة تكوين النبات حتى يستجيب الى المدة الضوئية . وتسمى مرحلة الحداثة juvenile بمرحلة النمو الخضري الاساسية basic vegetative phase (BVP) (1976 Chang (Vergara and وبعد تكوين مرحلة النمو الخضري الاساسية يدخل النبات مرحلة حث ـ المدة الضوئية (PIP) photoperiod-induced phase (شكل ١٢ ـ ٢) . والتي تسمى في المصادر القديمة بمرحلة النضج للازهار "ripeness to flower" وعادة يتم توضيح الحد الادنى لمرحلة النمو الخضري الاساسية بعدد الاوراق بدلا من حساب العمر بالوقت chronological . هذا ويتغاير المقياسين كثيراً بين الانواع والاصناف المختلفة (جدول ١٢ ـ ١) . وتعتبر مرحلة النمو الخضري الاساسية لاغلب انواع الاشجار هي خمسة سنوات او اكثر ولا يستجيب نبات القرن century plant لبيئات الحث الضوئي حتى يصل عمره ما بين ١٠ و ١٢ سنة بينما تستجيب الطرز البيئية المختلفة لنبات *Chenopodium rubrum*) للمدة الضوئية خلال انفتاح الفلقتان عند الانبات (جدول ١٢ ـ ١) . ويبدو ان النضج الى الازهار هي المتطلبات الوحيدة لتزهير نباتات النهار المتوازن .

ان هذه النباتات لاتستجيب لطول النهار وتزهر فقط بعد اكمال مرحلة النمو الخضري الاساسية او الحد الادنى للعمر . ان الحد الادنى لعدد الاوراق التي يجب ان تتكون قبل التزهير غير ثابتاً بصورة دائمة لنوع وصنف معين . ويؤدي نقص العناصر المغذنية الى خفض او تقليل عدد الاوراق من ورقة الى ورقتين (Holdsworth 1956) يعد عدد الاوراق بدلاً من المساحة الورقية العامل الاساسي المؤثر على استجابة النبات للحث الى المدة الضوئية . فقد اوضحت دراسات المدة الضوئية على انواع جساسة جداً بان ورقة واحدة ذات عمر كافي من نباتات مسقطة اوراقها تفي بالغرض لاستلام المدة الضوئية . فقد وجد بان مساحة ورقية مقدارها ٢ الى ٣ سم٢ في نبات الحسك فعالة على نباتات مقطوعة الاوراق في مرحلة حث المدة الضوئية . ولكن كانت مساحة ٩,٢ سم٢ من سطح الفلق غير فعالة كلياً اذا لم يعبر النبات مرحلة النمو الخضري الاساسية .

دورات الحث الضوئي Photoinduction Cycles

يحدث حث التزهير (انتاج محفز التزهير) استجابة الى عدد معين من دورات الحث الضوئي . ويختلف العدد الادنى للدورات المطلوبة باختلاف نوع النبات والصنف والعمر والحجم . وبعد توفير العدد الادنى لدورات الحث الضوئي تزداد كثافة التز هير (ايام قليلة للوصول الى التزهير) مع التعريض الاضافي حتى الوصول الى مستوى التشبع . اي ان الاستجابة كمية وليست مطلقة . ادت مدة ظلام مقدارها ٨,٥ ساعة او اكثر الى حث التزهير في نبات الحسك حتى عند نمو النباتات بعد ذلك تحت ايام طويلة (Hamner 1938; Salisbury 1963) . وكانت مدة ظلام واحدة مكونة من ٨,٣٣ ساعة غير كافية لحث التزهير وبقيت هذه النباتات في مرحلة النمو الخضري . ادت درجات الحرارة (٥°م) الى زيادة طول مدة الظلام الدنيا من (٢ ـ ٣ ساعة) . وادت مدة ظلام اطول الى زيادة كثافة التزهير في نباتات قصيرة النهار الى مستوى التشبع ، الذي حصل عند ١٢ ـ ١٥ ساعة (Mann 1940). واظهرت الابحاث الاخرى استجابة مستوية او مستقرة عند مدى من مدد ضوئية مثالية لنباتات النهار الطويل ونباتات النهار القصير (Major 1980) . ولم تكن دورة حث ضوئية فردية كافية لصنف فول الصويا 'Biloxi' . وكانت سبع دورات مثالية للحث ، اما الزيادة عن ذلك فليس له اية فوائد (Borthwick and Parker 1938) وتطلب النباتات الاقل حساسية دورات حث ضوئية اكثر للتزهير من النباتات الحساسة وتعتبر فترة ذات شدة اضاءة عالية ضرورية قبل وبعد

فترة الظلام (Mann 1940; Lang 1952) . وكانت على الاقل اربع ساعات من الضوء ضرورية قبل فترة الظلام الطويلة بدرجة حرارة ١٠°م . بينما يتطلب ٣٠ دقيقة عند درجة حرارة ٣٠°م (lang 1939) .

كسر الظلام Night Breaks

يعتبر طول مدة الظلام وليس طول النهار العامل المؤثر في المدة الضوئية ويمكن توضيح ذلك بحقيقة ان اي اعتراض بسيط جداً لمدة الظلام الابيض او الاحمر يلغي تأثير طول مدة الظلام (Lang 1952) . وقد ادى اعتراض الظلام قرب منتصف مدة الظلام بحوالي دقيقتان من شدة اضاءة منخفضة (Salisbury 1963) أو حتى لمدة قليلة ١٢ ثانية الى إنتاج تأثير الايام الطويلة على النباتات ذات النهار القصير مثل الحسك وفول الصويا (جدول ١٢ ـ ٢) . حيث بقيت النباتات في مرحلة النمو الخضري . ومن جهة اخرى نجد بان نباتات النهار الطويل قد تحفزت على التزهير بكسر مدة الظلام كما كان متوقعاً (Borthwick and Parker 1938) . وكان اعتراض مدة الظلام أكثر فعالية اذا حدث بعد ٨ ساعات الاولى من الظلام في ليالي اطوالها ١٠ أو ١٢ او ١٦ او ٢٠ ساعة . وكان كسر مدة الظلام اقل فعالية قبل ٣ ـ ٤ ساعة او بعد ١٦ ـ ٢٠ ساعة من الظلام .

وبما ان فترة الظلام في الطبيعة لاتعترض بالضوء فان الاهمية البيئية لهذه النتائج معرضة للتساول . ان ضوء القمر حوالي ٠,٠٢ شمعة ـ قدم (١٤ واط / م٢) وهي ذات طاقة قليلة جداً ومن اطوال موجات الضوء الاحمر . الا ان حقيقة كسرة مدة الظلام لفترة قصيرة يعطي نتائج مكافئة للايام الطويلة يشابه زيادة النهار الطبيعي بساعات ضوء اكثر وهو تطبيق جيد لحفظ الطاقة في اضاءة البيوت الزجاجية التجارية .

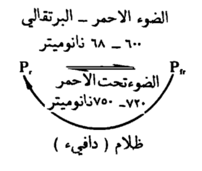
نوعية الضوء Light Quality

تتأثر المدة الضوئية بالطاقة الضوئية المتولدة من الضوء الاحمر (R) والضوء تحت الاحمر (FR) التي هي جزء من طيف الشمس . ان اكثر نوعية ضوء فعالية في كسر مدة الظلام والاستجابة للمدة الضوئية هو الضوء الاحمر (٦٠٠ ـ ٦٨٠ نانوميتر) الا انه يمكن عكس تأثير الضوء الاحمر اذا تبع كسر الظلام بالضوء الاحمر ثم يتبع مباشرة الى ضوء اخر . لضوء أخر يحوى على الضوء تحت الاحمر FR في مدى ٧٢٠ ـ ٧٥٠ نانوميتر (Parker et al. 1946; Downs 1956) . (جدول

١٢ ـ ٢) . وعند عدم المعاملة بالضوء تحت الاحمر مباشرة بعد كسر الظلام بالضوء الاحمر فلا يحدث تأثير طول الظلام او انعكاس التأثير (Downs 1956) . لقد اوضح الباحثين في مدينة بيلتسفيل في ولاية ماريلاند بأن الحساسية للضوء المعترض لفترة الظلام يعتمد كثيراً على نوع الاضاءة والى درجة اقل على مستوى الطاقة (شكل ١٢ ـ ٧) . ويمكن تلخيص تأثير عمل الطيف على التزهير كما يلي (P_r = تأثير اليوم الطويل P_{fr} = تأثير اليوم القصير) . الضوء الاحمر / بين ٦٠٠ ـ ٦٨٠ نانوميتر . امتصاص عالي للفايتوكروم وفعال بمستويات طاقة واطئة .
الضوء الازرق : بين ٣٨٠ ـ ٥٠٠ نانوميتر وذروتها عند ٤٤٥ نانوميتر . إمتصاص منخفض للفايتوكروم . فعال بمستويات طاقة واطئة او عالية (١,٧ م واط / سم٢) وعكس الفايتوكروم وحصول توازن للـ P_{fr} عند ٣٥ ٪ في ثمانية دقائق .

الاشعة تحت الحمراء : بين ٧٢٠ ـ ٧٥٠ نانوميتر والذروة عند ٧٣٥ نانوميتر إمتصاص عالي للفايتوكروم فعال في انتاج P_r (تأثير الظلام) . وان تأثير التعريض للاشعة تحت الحمراء FR مشابهة للاشعة الحمراء R اذا كان وقت التعريض طويل (طاقة كبيرة) .

ويمكن تلخيص تأثير نوعية الاضاءة على تكوين الفايتوكروم (P_r و P_{fr}) بالمخطط التالي :



حيث ان P_r و P_{fr} هي اشكال الفايتوكروم الاحمر R وتحت الاحمر FR على التوالي . يثبط فايتوكروم P_{fr} التزهير في نباتات قصيرة النهار **(SDP)** ويشجع التزهير في نباتات طويلة النهار LDP ، ويشجع انبات البذور التي تحتاج الى الضوء وبعض العمليات التكوينية الاخرى . هذا وان فايتوكروم P_r اكثر ثباتاً وفعال بايولوجيا من فايتوكروم P_{fr} .

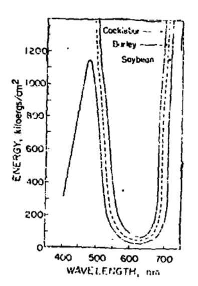
وفي الظلام يُعكس Pfr الى Pr اعتماداً على معدل درجة حرارة معينة والذي يحفز التزهير في نباتات النهار القصير ويثبطه في نباتات النهار الطويل . وكانت استجابة صنف الشعير 'Wintex' (من نباتات النهار الطويل) للضوء الاحمر بمستويات طاقة منخفضة عكس استجابة الحسك وفول الصويا (من نباتات النهار القصير) . ويؤدي كسر الظلام بالضوء الاحمر الى تشجيع تزهير الشعير وتثبيط تزهير الحسك وفول الصويل (Borthwick et al. 1956) (شكل ١٢ ــ ٧) . اما تعريض النباتات لمدة قصيرة للضوء تحت الاحمر مباشرة بعد تعرضها للضوء الاحمر فيعكس تأثير الضوء الاحمر في كلا نباتات النهار القصير والطويل والذي يوضح بأن نفس الصبغة تُنظم التزهير في كلا النوعين .

يمكن توسيع طول الايام الطبيعية بفعالية باستخدام ضوء ابيض (خليط من اطوال موجات مختلفة) من مصباح فلورى fluorescent lamp او مصباح متوهج incandescent lamp حيث ان كلاهما يعطيان الاشعة الحمراء بمستوى طاقة كافية لاستجابة الفايتوكروم . وتعد المصابيح المتطورة حديثاً الحاوية على الصوديوم metal halide اكثر كفاءة في طاقة الضوء الاضافي وقد تم تقيم فعاليتها في اضاءة البيوت الزجاجية .

العوامل المحورة للحث الضوئي Factors Modifying Photoinduction

ينظم تأثير المدة الضوئية على حث التزهير بدرجة الحرارة اكثر من العوامل البيئية الاخرى (Thomas and Raper 1982) . وتؤدي درجة الحرارة المنخفضة (١٠ْم) الى زيادة طول المدة الحرجة لفترة الظلام من ٢ الى ٣ ساعة (Long 1939) . والذي كان متوقعاً بسبب ان معدل عكس الظلام من P_{fr} إلى P_r يعتمد على درجة الحرارة .

وقد تـأثرت طول المدة الحرجة لمدة الظلام بعمر الورقة في الحسك وفول الصويا (Fisher and Loomis 1954) . تشجع الاوراق الناضجة التزهير في فول الصويا بينما تثبطها الاوراق غير الناضجة . ويحدث التزهير عندما تصبح النسبة بين الاوراق الناضجة وغير الناضجة ملائمة . ويعود التثبيط الى مستوى الاوكسجين العالي في الاوراق غير الناضجة . وذكر Leopold (1958) بأن زيادة تركيز ثاني اوكسيد الكاربون في الجو يقلل طول المدة الحرجة لمدة الظلام .



شكل (١٢ ـ ٧) الطيف الفعال في تثبيط نشوء الازهار في الحسك وفول الصويا (أقصى فعالية ٦٦٠ نانوميتر) وتشجيع التزهير في الشعير صنف 'Wintex' (٦٦٠ نانوميتر). تبين المنحنيات الطاقة المطلوبة في منتصف طول فترة الظلام لتثبيط او تشجيع التزهير في فول الصويا والشعير. على التوالي. عند ٦٥٠ نانوميتر تؤدي جرعات الطاقة القليلة جداً التي تكسر الظلام أثناء الليل الى تثبيط التزهير في الحسك وفول الصويا (Parker et al. 1946; Borthwick et al. 1956)

محفز التزهير Flowering Stimulus.

منذ اكتشاف المدة الضوئية ثم توقع وجود مرسل كيمياوي chemical messenger أو محفز stimulus الذي يعطي اشارة للانتقال من النمو الخضري الى التزهير .

واضح Garner and Allard (1925) بأن الاوراق هي عضو استلام محفز المدة الضوئية . وربما يكون الدليل القوي المؤيد لنظرية هورمون التزهير هو العمل التقليدي الذي قام به *Chailakhyan* سنة ١٩٣٦ مع نبات الـ **chrysanthemum** (من نباتات النهار القصير) .

ادى ازالت البراعم الطرفية واوراق العلوية الى ابتداء تكوين الازهار تحت الايام . الطويلة اذا عرضت الاوراق السفلية لايام قصيرة وقد إقترح بأن المحفز الذي ينتج في الاوراق السفلية تحت الايام القصيرة ينتقل الى البراعم الطرفية المعرضة للايام الطويلة . وسمى الهورمون او مركب التزهير فلورجين ***florigen*** واقترح بأنه ينتقل باللحاء او القشرة . ولم يتم الى حد الإن عزل وتشخيص الفلورجين أو المركب الذي افترض بأنه ينتج من عملية تعجيل التزهير الذي سمي ***vernalin***

(Lang 1952) لذا فان وجودها قد اشتق أو استخلص من نتائج الابحاث . ومن المحتمل بأن المركبين هما نفس المركب الكيمياوي .

جدول (١٢ ـ ١) طول فترة النمو الخضري (الحد الادنى للعمر) للوصول الى التزهير

النوع		الحد الادنى للعمر
الحسك	cocklebure	٨ ورقة
		٥٠ ٪ توسع الى توسع كامل وهو الحجم الأكثر فعالية
فول الصويا	Soybean	الى ٦ اسابيع من العمر
التبغ	Tobacco	٥ ـ ٦ اوراق
	Perilla	١٥ يوم
الرغل	Lambsquarters	٣,٥ يوم
	Bamboo	٥ ـ ٣ يوم
		٥ ـ ٥٠ سنة
الحنطة والسلجم	Wheat, Rye	بذرة رطبة في درجات حرارة باردة
الصنوبر	Pine	٥ سنة
دغل الخنزير	Pigweed	٣٠ يوم دورة من يومين قصيرين
نبات القرن	Century plant	٥ ـ ٢٠ سنة / شيخوخة وطبيعة نمو حولية بعد التزهير
النفل الحلو	Sweet clover	تزهر النباتات القديمة والكبيرة فقط في ١٠٠ يوم تحت ايام ذات ١٦ ـ ساعة اضاءة
الرز	Rice	١٠ ـ ٨٧ يوم

لقد تم تأكيد انتقال مركبات التزهير في تجارب وضعت فيها سويقات اوراق فول الصويا المحثة ضوئياً بدرجات حرارة منخفضة (٣°م) والتي منع فيها انتقال محفز التزهير الى البراعم (Borthwick et.at. 1941) . وقد ازهرت النباتات غير المحثة عندما طعمت عليها اوراق محثة ضوئياً . وهذا يساند نظرية هورمون التزهير او مركبات اخرى تنتقل من الاوراق الى منطقة التزهير (Lang and Melchers 1949) . وبالرغم من حقيقة ان التبغ نبات قصير النهار فقد ادى تطعيم جزء من نبات السكران الاسود (black henbance) (وهو من نباتات النهار الطويل) الذي قد حث بايام طويلة قبل اجزاء التطعيم الى نشوء التزهير في نبات التبغ .

جدول (١٢ ـ ٢) تأثير الاعتراض اليومي لفترة الظلام بعدد من الاشعاع الاحمر (R) المتلاحق او تحت الاحمر (FR) بالتعاقب على نشوء الازهار لنبات العسك (Xanthium) وفول الصويا .

المعاملة	متوسط مرحلة تكوين التزهير في العسك*	متوسط عدد العقد الزهرية في صنف فول الصويا «Biloxi»
المقارنة ، ظلام	٦،٠	٤،٠
R	٠،٠	٠،٠
FR، R	١،٦	٥،٦
R، FR، R	٠،٠	٠،٠
FR، R، FR، R	٤،٢	١،٠
R، FR، R، FR، R	٠،٠	
FR، R، FR، R، FR، R،	٢،٤	٠،٦

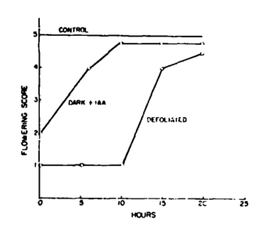
المصدر ، Wareing amf phillips

* المراحل من ١ الى ١٠ الحد الاعلى للتكوين

المضادات والمشجعات الكيمياوية Chemical Antagonism and Promotion

اوضح Salisbury (1955) بأن حامض الاندول خليل (IAA) مضاد لحث التزهير في نباتات قصيرة النهار (شكل ١٢ ـ ٨) ان حامض الاندول خليك يتعارض مع فترة الظلام (Salisbury and Bonner 1956) . ويمكن للتراكيز العالية ان تثبط التزهير في نباتات طويلة النهار بالرغم من المعرفة بأن الاوكسينات تشجع التزهير في بعض الانواع (Liverman and Lang 1956; Leopold and Thimann 1949) وتعتبر معاملة رش الاوكسين (مثل 2,4-D) لتشجيع التزهير في الاناناس تطبيق شائع الاستعمال (Clark and Kerns 1942) . ويبدو ان التأثير المضاد للاوكسين يعتمد على وقت المعاملة وعلاقته باكتمال الحث الضوئي وفعالية انتقال المحفز . وقد يثبط الاوكسين نشوء التزهير عندما يضاف قبل إنتاج وانتقال كمية كافية من المحفز ويشجع الاوكسين التزهير اذا اضيف بعد وقت كافي لانتقال كمية كافية من المركب المحفز للتزهير (Salisbury 1955) .

يفترض بأن الاوراق الحديثة في فول الصويـا تثبـط التزهير حتى يتم انتاج كمية كافية من الاوراق الناضجة . اي حتى تكوين نسبة ملائمة من الاوراق الناضجة الى الاوراق غير الناضجة (Fisher and Loomis 1954) . وتعد البراعم والاوراق الحديثة غنية بالاوكسين .



شكل (١٢ ــ ٨) حث التزهير في الحسك الناتج من IAA ومعاملات ازالة الاوراق بعد دورات الحث الضوئي . إضيف الـ IAA خلال مرحلة الظلام الثانية Lockhart and Hamner 1982 .

وبعكس الاوكسينات فان الجبريلينات تشجع التزهير عادة . ويمكن ان يحل حامض الجبريليك محل جميع او جزء متطلبات عدد دورات الحث الضوئي وفترات البرودة . وتحث الجبريلينات التزهير في بعض الانواع الاستوائية التي يعتقد بأنها غير حساسة للمدّة الضوئية . وادى معاملة الحسك بالجبريلينات الى تكوين الازهار في المراحل الاولى من النمو Greulach and Haesloop 1958 . وقد استنتج من هذه البيانات بأن الجبريلينات لاتحل بدل الايام القصيرة لكنها تحل محل دورات الحث الضوئية الاضافية منتجتاً تأثير كمياً . وتحل الجبريلينات بصورة كاملة محل متطلبات البرودة لحث التزهير في نبات السكران الاسـود ولكنها لاتحل بدل متطلبات النهار الطويل . ومع ذلك فيمكن استخدامها لنشوء الازهار بعد الحث (Wittwer and Bukovac 1958) . وتحل الجبريلينات محل متطلبات النهار الطويل في بعض الانواع الشتوية الحولية وهي شائعة في مقدرتها على تغير تكوين الجنس في بعض النباتات احادية المسكن *monoecious* النباتات التي تكون فيها تراكيب الازهار الانثوية والذكرية في ازهار منفصلة على نفس النبات) .

نشوء الازهار FLORAL INITIATION

يسمى التحويل الشكلي (المورفولوجي) للمرستيم في حالة النمو الخضري الى حالة التزهير ، نشوء الازهار . وفي دراسات التزهير حظي نشوء الازهار على إهتمام اقل من حث الازهار وذلك جزئياً بسبب حقيقة ان للمرحلتين متطلبات بيئية متشابهة ، مما يجعل التمييز بينهما صعباً ان لم يكن مستحيلاً . ومع ذلك ، فان مرحلة الحث والنشوء في حشائش المناطق المعتدلة عادة منفصلة وتتطلب مُدد ضوئية ودرجات حرارة مختلفة . وهي تفصل طبيعياً بموسم الشتاء (شكل ١٢ ـ ٥) .

وكما في النباتات المحولة biennials والحولية الشتوية يحدث نشوء الازهار في الايام الطويلة ، حيث ان الايام الطويلة مطلوبة لاجل نشوء الازهار . وبعد حث نبات الحسك (نباتات النهار القصير) تنشاء الازهار مباشرة تحت الايام الطويلة (Salisbury 1963) . وتنشأ النورة الزهرية في الايام الطويلة بعد ٢ ـ ٨ دورات حث ضوئية الا ان فول الصويا يفشل في تكوين الازهار عندما ينمو بعد هذه المعاملات تحت ايام طويلة (Hamner 1969) . وبصورة عامة تعتبر حساسية تكوين الازهار اللاحق للمدة الضوئية اقل حساسية لحث ونشوء الازهار ، وهي مراحل التحويل الكيمياوي والشكلي على التوالي .

تكوين الازهار اللاحق FURTHER FLORAL DEVELOPMENT

قد لايكون ضرورياً تكوين الازهار اللاحق (يعبر عنه بتكوين الازهار المرئية) في ظروف ملائمة للحث والنشوء (Hamner 1969) . ولهذا فان الاستجابة الى المدة الضوئية غالباً ماسجلت عند نشوء النورة الزهرية بمشاهدتها تحت تكبير واطيء . وقد انتجت نباتات حشيش البساتين بوقت ابتداء نشوء الازهار بضعة نورات زهرية غير طبيعية تحت ٩ ساعات اضاءة في اليوم لكنها ازهرت بغزارة تحت طول ايام الربيع الطبيعية او ٢٠ ساعة ضوء باليوم في البيت الزجاجي (Gardner and Loomis 1953) . وتجهض ازهار بعض اصناف فول الصويا وتفشل في عقد الثمار تحت ايام طويلة (٢٠ ساعة ضوء) (Fisher 1962) ، بسبب فشل التزهير . وتجهض عادة النورات الزهرية في حشيش البساتين المتكونة في ظروف ٩ ـ ساعات ضوء في اليوم قبل بزوغها من اغمدة الاوراق وتكون ذات حامل طويل غير طبيعي . وكان النشوء اكثر حساسية للايام القصيرة من التكوين اللاحق للازهار لذا فقد كان

تأثير اليوم ـ الطويل نوعي (مطلق) . وفي الحشائش يلائم التسميد النتروجيني انتاج السنبلة خلال الربيع . وقد يحصل تنافس بين النورات الزهرية على النتروجين في غياب تكوين السنابل .

الاثمار Fruiting

تعرف الثمرة بأنها مبيض ناضج . والبذور عبارة عن بويضات مخصبة . وفي الثمار اللحمية fleshy fruits ، كتلك التي تستهلك على المائدة تكون البذور فيها غير مرغوبة او ذات اهمية قليلة جداً . اما في اغلب المحاصيل فان البذور تعد الناتج النهائي المرغوب وعادة ليس للثمار اية اهمية عملية . وتتكون ثمار الحشائش (البرة (caryopses)) من بذور فردية جافة . وفي المصطلحات الزراعية تعتبر ثمار الحشائش بذوراً (انظر الفصل التاسع عشر) .

يعد عادة التلقيح المحفز لنمو الثمار والاخصاب المنبه لنمو البويضة وتكوين الثمار تحت تأثير هورمونات النمو (Nitsch 1952, 1953) . وفي بعض الحالات يمكن ان تتطور الثمار الى النضج بدون اخصاب او تكوين بدور (اثمار اللاالقاحي *parthenocarpy*) . وفي بعض الحالات يمكن ان يحث تكوين الثمرة بدون تلقيح ، وهو من انواع الاثمار اللالقاحي غير الشائع . وتشمل الاهمية البيئية لتكوين البذور على ثلاثة مراحل هي انتشار البذور وحث أليات سكون البذور وتغذية وحماية البادرات خلال نموها وتثبيتها .

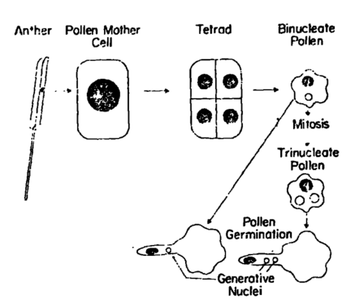
ان أليات تكيف إنتشار الثمار او البذور متعددة ، فهي تتراوح من الثمار او البذور اللحمية الى تلك الحاوية على الاجنحة . وغالباً ماتكون اليات سكون البذور في اغلفة الثمرة او البذور (مثل الطماطة وثمار الحسك الحاوية على بذرتين) كما وان البذور الحقيقية قد تحوى ايضاً على أليات سكون . وتكون عادة الثمار غنية بالعناصر لتغذية البادرات . وتحوى بعض الثمار على مثبطات النمو التي تمنع انبات بذورها لبعض الوقت (يتزامن مع الظروف البيئية الملائمة) وكذلك تثبيط إنبات ونمو الانواع المنافسة . على سبيل المثال ، تحوى ثمار الجوز لاسود black walnut على مثبط الـ juglone الذي يسبب منح هذا التثبيط (allelopathy) (انظر الفصل السابع) .

تتكون حبوب اللقاح في الخلايا الامية الذكرية microspore mother cells في المتوك anthers . ويتبع الانقسام الاختزالي meiotic والانقسام الاعتيادي mitotic تكون اربعة خلايا tetrad . والتي تنضج لتكوين حبوب اللقاح (شكل ١٢ـ ٩) . وقد تحوى حبوب اللقاح اما على نواتين او ثلاثة نوى (Brewbaker 1959) . اي ان حبة اللقاح قد تحوي على نواة او نواتين مولدة generative nuclei بالاضافة الى النواة الخضرية vegetative nucleus . وتتميز اعضاء العائلة النجيلية والمركبة باحتوائها على ثلاث نوى نتيجة الانقسام الاختزالي الثاني في الخلايا الامية الذكرية . ويحصل انقسام اختزالي ثاني في حبوب اللقاح الحاوية على نواتين ايضاً عند إنبات حبة اللقاح وتصبح ذات نوى في تأثيرها .

وتنبت حبوب اللقاح على الاغلب عند اتصالها مع الميسم المستقبل receptive stigma والذي يوفر مواد محفزة ملائمة للنمو . ويحدث إنبات حبوب اللقاح خارج الاحياء in vitro بأستعمال الاكر agar ومحلول السكر (اضافة الى بعض المعادن لبعض الانواع) . ويكون انبات حبوب اللقاح واضحاً بالزيادة السريعة في التنفس وتمثيل الـ RNAوالبروتين . وتحصل هذه العمليات في فترة ٢ الى ٣٠ دقيقة (Leopold and Kriedemann 1975) .

وهناك مجموعة من العوامل التي تؤثر على انبات حبوب اللقاح (Vasil 1960) ، وتشمل على تركيز ملائم للسكروز وثاني اوكسيد الكاربون والبورون والكالسيوم . ويبدو بان البورون يشجع استهلاك السكروز . وتبين الدراسات المختبرية خارج الاحياء بأن منظمات النمو في الميسم او الوسط الغذائي غير ضرورية للانبات حيث ان حبوب اللقاح غنية بالاوكسين والجبريلينات . لقد ازداد إنبات ونمو انبوب اللقاح من كتلة حبوب اللقاح ، مقارنة مع حبة لقاح واحدة وهذا يوضح تحفيز هورمونات النمو . هذا وان لمستخلص ماء حبوب اللقاح تأثير تحفيزي مشابهة (Brewbaker and Majumder 1961) .

وقد يحصل إنبات حبة اللقاح لوحدها او على ميسم غريب (عدم التوافق (incompatibility)) بالرغم من توفر ظروف ملائمة لذلك . وتوجد انواع عديدة ذات توافق ذاتي self-incompatible كاغلب اعضاء العائلة البقولية ، وان زيادة حشرات النخل ضرورية لتمزيق غشاء الميسم لاستقبال حبة اللقاح . وقد ينتج العقم الذاتي ايضاً من اختلاف نضج الامشاج gametes الذكرية والانثوية . ويعتقد بأن المثبطات الانزيمة او الكيمياوية تسبب عدم التوافق في بعض الانواع .

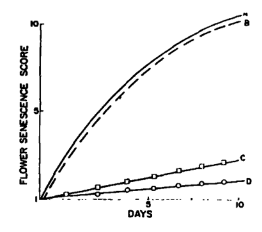


شكل (١٢ ـ ٩) تكوين حبة اللقاح اثناء التزهير والانبات لخلايا حبوب اللقاح الحاوية على نواتين او ثلاثة نوى .

عقد الثمار FRUIT SET

ان ابتداء نمو الثمار وتكوينها الذي عادة ينشأ بالاخصاب يسمى عقد الثمار . ويرتبط عقد الثمار مع عدد من الاحداث الفسيولوجية . وتشمل على النمو السريع للثمار وشيخوخة الازهار . وفي دراسة القرنفل carnation صنف 'White Sim' (Nichols 1971)

وجد مركبين نموهما (الايثيفون (ethephon) 2- chlorethylphosphoric acid و 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) يشجعان الشيخوخة وانتاج حامض الاندول خليك IAA الذي يحرر الاثيلين المقيد في الازهار . وتنتج زهرة الشيليك المخصبة كمية اثيلين بمقدار اربعة الى خمسة مرات تنتجه الزهرة غير المخصبة (Bleasdale 1973) . كما وان الاثيلين ينتج في الميسم والقلم . ويتضاعف انتاج الاثيلين في الازهار غير الملقحة عندما ترش بالاوكسين . وقد تؤثر بعض المركبات الاخرى على شيخوخة المبايض غير المخصبة والمخصبة (Nitsch 1953) (شكل ١٢ ـ ١٠) .



شكل (١٢ ـ ١٠) شيخوخة الازهار وعلاقتها بالاخصاب والعوامل الاخرى (A) مبيض مخصب . (B) مبيض غير مخصاب + الاثيلين (C) مبيض مخصب + ثاني اوكسيد الكاربون (D) مبيض غير مخصب .

يحفز التلقيح بدون اخصاب نمو الاثمار اللاالقاحي parthenocarpy في بعض الانواع مثل الحمضيات والعنب بدون بذور . ويمكن تعريف انواع الثمار بدون اخصاب (الاثمار اللا القاحي) كما يلي :

١ ـ نمو وتكوين الثمار بدون تلقيح .

٢ ـ عملية نمو وتكوين الثمار بحصول تلقيح ولكن بدون اخصاب او اتحاد النوى الذكرية والانثوية (تكاثر خضري *Apomixis*) .

٣ ـ نمو وتكوين الثمار بالتلقيح والاخصاب ولكن بدون تكوين بذور (بسبب الاجهاض) .

وتحوي حبوب اللقاح على الاوكسينات التي تحفز التفاعلات التي تحصل في عقد الثمار . وان الثمرة النامية تنتج الاوكسين الذي تحتاجه (مثل الموز) ويمكن للاوكسينات المصنعة تحفيز عقد الثمار في عدد من الانواع وخاصة العائلة الباذنجانية Solanaceae والعائلة القرعية Cucurbitaceae . ولا تحفزه في انواع اخرى مثل التفاح والكرز .cherry وفي مجموعة اخرى من الانواع يكون تحفيز نمو الثمار بالاوكسينات المصنعة وقتي او يبقى فقط لمدة تجهيز الاوكسين . ويجب تجهيز اوكسين اضافي لاستمرار نمو الثمرة . ويستعمل الجبريلين تجارياً لزيادة نمو الثمار في بعض انواع الثمار الخالية من البذور مثل صنف العنب 'Thompson's Seedless' كما انه يحسن شكل الثمار .

وتمثل الطماطة والفلفل والقرع والموز والخيار النوع الاول . ويمثل التكاثر الخضري Apomixis في حشيش كنتاكي الاوراق Kentucky bluegrass والحمضيات النوع الثاني . ان بذور حشيش كنتاكي الازرق حية وتستعمل لاغراض التكاثر . اما النوع الثالث الخالية من البذور او اجهاض بذور الاثمار اللاالقاحي فهو شائع في الكمثرى والكرز cherry . وما عدى التكاثر الخضري apomixis في عدد من انواع الحشائش والحمضيات فان الاثمار اللاالقاحي لايوجد في بذور المحاصيل وليس مرغوباً . حيث ان انتاج البذور هو الهدف التجاري لاغلب المحاصيل الحقلية .

فشل عقد الثمار FAILURE IN FRUIT SET

ان فشل اغلب الازهار في عقد الثمار هو القاعدة وليس الاستثناء . ويعد فشل ٥٠ ـ ٧٥ ٪ من ازهار الصويا والحنطة شائعاً في هذه المحاصيل ويملك عرنوص الذرة الصفراء القدرة على تكوين ١٠٠٠ حبة . الا ان هذا العدد نادر الانتاج . وهناك ثلاثة اسباب تؤدي الى فشل عقد الثمار :

١ ـ نقص التلقيح . غالباً ماتجهض متوك وحبوب لقاح الحشائش بسبب الحرارة والجفاف وخاصة في الحشائش وتسمى هذه الظاهرة *blasting.* . وقد لاتزور حشرات النحل ازهار البقوليات خلطية التلقيح .

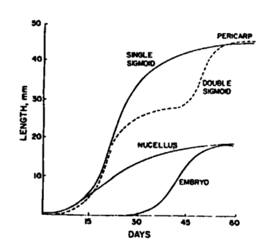
٢ ـ نقص الاخصاب بسبب ضعف حبة اللقاح او عدم التوافق .

٣ ـ اجهاض **Abortion** (سقوط) الازهار والثمار . والاجهاض شائع في انواع البقوليات ذاتية التلقيح *cleistogamous* (مثل فول الصويا) . ان عدد الازهار المنتجة يكون كثيراً الا ان اغلبها قد يجهض (وحتى القرنات الواطئة) . وقد تجهض القرنات عندما تكون صغيرة وخاصة في النباتات المصابة بمرض في الكثافات النباتية العالية والكساء الطويل وفي الحشائش قد تجهض النورة الزهرية كلها او ٥٠ ٪ او اكثر من الزهيرات في النورة . ويعتقد بأن سبب هذا الاجهاض يعود الى نقص العناصر العضوية الناتج من التنافس ضمن النبات بين الازهار او الثمار في السنبلة او الرأس ذات التنافس العالي . ويستطيع النبات عقد ونضج البذور التي يمكن ان يجهزها بنواتج التمثيل فقط . وتقلل الظروف البيئية القاسية (الشد stress) تجهيز نواتج التمثيل وعدد البذور .

نمو الثمار FRUIT GROWTH

ان نمو اي عضو نباتي يتمثل بمنحنى نمو سيكمويد القياسي sigmoid curve (إنظر الفصل الثامن) . الا ان عدداً من الثمار وخاصة الثمار مفردة النواة *drupes* تتمثل بمنحنى سيكمويد المضاعف double sigmoid (شكل ١٢ ـ ١١) . وعادة يطابق منحنى نموسيكمويد الاول نمو البذور والثاني يطابق نمو الثمرة .

ويؤدي التلقيح الى نشوء نمو المبيض . وعند عدم حصول التلقيح تتكون طبقةِ الانفصال abscission layer في الزهرة وتسقط . وقد يكون سقوطها بسبب نقص هورمونات النمو الملائمة (Nitsch 1952) . ويوفر التلقيح مصدراً كافياً لهورمونات النمو لنشوء نمو الثمار . هذا وان المحفز الناتج من التلقيح وقتي . حيث ان تجهيز الجبريلينات الداخلية من حبة اللقاح تستهلك بسرعة (Carr and Skene 1961) وتحدث الذروة الثانية لنمو الثمار بتجهيز الهورمونات الجديدة من الثمرة ولقد لخص Nitsch (1951) ثلاثة مراحل مميزة لنمو الثمرة :



شكل (١٢ ـ ١١) يبين نمط منحنى سيكمويد الزوجي لنمو بعض الثمار مقارنة مع نمط منحنى سيكيمويد النموذجي الفردي .

١ ـ قبل التزهير Preanthesis . نمو المبيض وخاصة بانقسام وزيادة عدد الخلايا .

٢ ـ التزهير Anthesis . تلقيح واخصاب البويضات وتحفيز نمو المبيض وسقوط او اجهاض الازهار غير المخصبة .

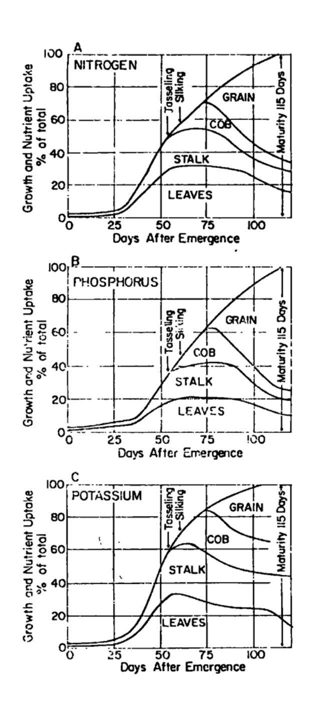
٣ ـ بعد الاخصاب Postfertilization . يحدث زيادة حجم الثمرة اساساً من زيادة توسع الخلايا .

تعد الاوكسينات والجبرلينات الهرمونات الرئيسية في نمو الثمار . هذا وان حبة لقاح الذرة الصفراء غنية بكلا الهورمونين (Fukui et al. 1958) . ويمكن لمستخلص حبوب اللقاح تحفيز نمو الثمرة بصورة وقتية ، الا ان توفر مصدر للهورمونات يعد ضرورياً كما في تكوين البذور لاستمرار النمو . ويؤدي الطلب العالي للعناصر الغذائية للثمار النامية الى انتقال المركبات من الاجزاء الخضرية الى الثمار والبذور المتكونة (شكل ١٢ ـ ١٢) . وتصل نسبة النتروجين والفسفور والبوتاسيوم في سيقان واوراق الذرة الصفراء دروتها بعد ظهور الحريرة silking بمدة قصيرة ثم تنخفض مع تكوين الحبوب السريع تنتقل العناصر الغذائية من الاجزاء الخضرية الى الاجزاء الثمرية . ويعد الكوز ((cob) أو *rachis*) في نورة الذرة الصفراء مصدراً للعناصر خلال تكوين البذور .

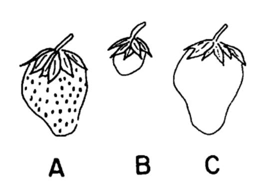
نمو البذور SEED GROWTH

لقد وجد بأن البذور كحبوب اللقاح غنية بالمركبات المشجعة للنمو وهي الاوكسينات والجبرلينات والسايتوكاينينات (Leopold and Kriedemann 1975) .

وتعد الثمار والبذور مصدراً لتجهيز منظمات النمو بعد المساهمة الوقتية لحبوب اللقاح . على سبيل المثال . اكتشف وجود الزيتين zeatin وهو سايتوكاينين في الاندوسبرم في الطور الحليبي في بذور الذرة البيضاء . كما استخلص أيضاً حامض الاندول خليك IAA من بذور الذرة الصفراء . وقد عزل عدد من الجبرلينات من البذور (Letham 1963) . كما تنتج البذور الاثيلين اثناء الانبات وبصورة عامة يتحفز نمو الثمرة بالتقيح وحده ماعدى الاثمار اللاالقاحي parthenocarpic . هذا وان البذور ضرورية لنمو وتكوين الثمار . فمثلاً . لايتكون كرسي receptacle



شكل (١٢ ـ ١٢) امتصاص النتروجين والفسفور والبوتاسيوم وتوزيعها الموسمي في نبات الذرة الصفراء . لاحظ فقد العناصر من الانسجة الخضرية الى البذور المتكونة .



شكل (١٢ - ١٣) تأثير البذور (الفقيرة achene) على تكوين ثمار الشيليك strawberry ‏. A - ثمرة ذات بذور . B - تم ازيلت البذور في مراحل التكوين المبكرة . - تم إزيلت البذور كما في B وعوملت بالاوكسين على الثمرة الحديثة (From Nitsch 1950) .

زهرة الشيليك الى ثمرة بدون البذور (ثمرة جافة *achenes*) (شكل ١٢ - ١٣) . ويؤدي التلقيح غير الجيد او نقص التغذية الى فشل تكوين البذور مسبباً تقزم او تشوه ثمار الشيليك (Nitsch 1950) . ان دور البذور في تكوين الثمرة في الثمار الجافة غير واضح.

وتؤدي الجروح والنضج وعوامل اخرى الى حث انتاج الاثيلين واجهاض الثمار في اغلب الانواع (Lipe and Morgan 1972) كما هو شائع في فول الصويا المصابة بتعفن الساق stem rot .

البلوغ والنضج التام MATURATION AND RIPENING

تبلغ mature الثمرة عندما تصل الى حجمها النهائي ويصبح معدل الزيادة في الوزن الجاف صفر . وتنضج *ripen* الثمار التي وصلت حجمها النهائي بعد مرورها خلال سلسلة من الاحداث الانزيمية والبايوكيمياوية التي تؤدي الى تغيير المكونات الكيمياوية (Leopold and Kriedemann 1975) . وفي الثمار الناضجة تتوقف الانظمة الانزيمية القديمة وتنتج انظمة جديدة تسبب طراوة وتحويل النشويات الى سكريات في الثمار اللحمية (مثل التفاح) وينخفض مستوى الحامض في ثمار الحمضيات . ويفقد الكلوروفيل بينما تزداد صبغات الزانثوفيل xanthophyll والكاروتين carotene او انها لاتعطى بعد ازالة الكلوروفيل . وتحدث بعض هذه التفاعلات ايضا في بذور الحشائش وثمار (قرنات pods) البقوليات الا انها اقل وضوحاً .

وترتبط التغيرات الحاصلة اثناء النضج مع معدل تنفس عالي نسبياً في الثمار ذات ظاهرة الكلايمكتيري *climacteric* (نضج سريع) . وتنخفض الفعاليات الايضية في الثمار ذات ظاهرة الكرايمكتيري والتي من ضمنها المحاصيل الحقلية .

يعد فقد الكلوروفيل والاسراع بالشيخوخة صفة مميزة للثمار الجافة المنفصلة (مثل قرنات فول الصويا) . هذا ويزداد محتوى الكاروتين في الذرة الصفراء . ويلعب الاثيلين وحامض الابسيسيك دوراً مهماً في انفصال وسقوط الثمار والكبسولات الجافة (مثل ثمار فول الصويا وكسبولات الخروع) .

يتحدد عدد الثمار بالنبات (مثل القرنات في فول الصويا والحبوب في الذرة الصفراء) بوقت مبكر نسبياً من تطور نباتات المحاصيل .
وفي النباتات المروية والمسمدة جيداً للاصناف المتكيفة ان عدد الثمار عبارة عن دالة معدل التمثيل الضوئي وتجهيز نواتج التمثيل . لذا فان عدد الثمار بالنبات لتركيب وراثي معين عبارة عن دالة المكان الذي يحتله والضوء الذي يعترضه . وهكذا فان عدد الثمار بوحدة المساحة ذو علاقة اكبر من إعتراض الضوء من عدد النباتات . لذا فان اعتراض الضوء ونواتج التمثيل المنتجة بوحدة مساحة الارض يحدد عدد البذور بوحدة المساحة وبغض النظر عن عدد النباتات . وعندما يتحدد عدد البذور فان الحاصل يصبح دالة حجم البذور . وعادة يكون حجم البذور لصنف ما ثابت نسبياً . الا ان الظروف القاسية (الشد) خلال فترة امتلاء الحبوب قد يسبب خفض حجم البذور . وان هذا الانخفاض ناتج من تقليل نواتج التمثيل الجاهز أو تقليل نتروجين الورقة . ويعتبر نتروجين الورقة عامل رئيس في حاصل بذور فول الصويا (Sinclair 1981) كما وجد بأن حجم بذور الفستق ينظم حجم الثمرة (Nimbkar 1981) كما ان اصناف الفستق ذات القرنات الصغيرة تنتج بذوراً صغيرة بسبب اعاقة جدار القرنة الذي يؤدي الى انتاج خلايا اقل واصغر حجماً . وان اصناف فستق الحقل ذات القرنات الصغيرة تنتج عادة عدد قرنات وبذور اكثر بالنبات .

الخلاصة

يعد التزهير والاثمار وعقد البذور احداث ضرورية في انتاج نباتات المحاصيل . وتنظم هذه العمليات بالعوامل البيئية وخاصة المدة الضوئية ودرجة الحرارة والعوامل الوراثية او الداخلية وخاصة منظمات النمو ونواتج التمثيل الضوئي وتجهيز العناصر الغذائية (مثل النتروجين) .

واعتماداً على استجابة النباتات الى طول النهار (بتغيير أدق طول الليل) . يمكن تقسيم اغلب نباتات المحاصيل الى نباتات قصيرة النهار (SDPs) ونباتات طويلة النهار (LDPs) ونباتات متوازنة (محايدة) (DNPs) .
وتمثل فول الصويا والحنطة والطماطة الانواع الثلاثة السابقة على التوالي . وعادة يشير تزهير النباتات من أواخر الصيف الى الخريف بأنها نباتات قصيرة النهار . والتزهير من الربيع الى اوائل الصيف يدل على انها نباتات طويلة النهار . وعادة تعد النباتات الاستوائية قصيرة النهار الا انها قد تكون غير حساسة للمدة الضوئية photoperiod-insensitive (نباتات متوازنة او محايدة DNPs) .

ان اي اعتراض قليل لليل الطويل بالاشعة الحمراء (تاثيرها الاقصى عند ٦٦٠ نانوميتر) بمستويات طاقة منخفضة يعطي تأثير ليل قصير او نهار طويل ويمنع التزهير في نباتات الايام القصيرة ويشجع التزهير في نباتات النهار الطويل . اما الاعتراض بالاشعة تحت الحمراء (اقصى فعالية عند ٧٣٥ نانونيتر) التي تعطي تأثير معاكس حيث تشجع التزهير في نباتات النهار القصير وتمنعه في نباتات النهار الطويل . وتكون الاشعة تحت الحمراء في درجات الحرارة العالية مكافئة الى الظلام وان تأثير الاشعة الحمراء يعكس بمكافئة الظلام . ان صبغة الفايتوكروم هي الصبغة المستلمة للضوء لكلا الاشعة الحمراء وتحت الحمراء . ويقوم فايتوكروم P_r و P_{fr} بالعكس الضوئي بالضوء الاحمر أو تحت الاحمر . ويعتمد تركيز توازن الـ P_r والـ P_{fr} ومن ثم تحفيز الازهار على طول مدة التعرض للظلام بدون انقطاع ويعد الـ P_{fr} أكثر أشكال الفايتوكروم فعال بايولوجياً .

وتبين الادلة من تجارب التطعيم بأن محفز المدة الضوئية يستلم بالاوراق وينتقل الى المرستيمات مسبباً تحول النبات من الحالة الخضرية التزهير . ويتضح بأن محفز التزهير لاينتقل الى سيقان أو اشطاء جديدة او غير معرضة للضوء . وتحوى نباتات الحشائش على سيقان خضرية عديدة مع سيقان مزهرة على نفس النبات .

يحدث نشوء القرنات في اصناف فول الصويا غير محددة النمو اولاً في محاور العقدة السفلية ويستمر من تلك النقطة الى الاسفل والاعلى . وبعد تكوين الثمار على محاور الساق الرئيسي تبدأ الافرع بالتزهير وتكوين الثمار

ويجب تعريض بعض النباتات الى درجات حرارة قريبة من الانجماد (تعجيل التزهير) لفترة اسابيع لأكمال حث التزهير . وتحتاج عادة النباتات الحولية الشتوية (مثل الحنطة) والنباتات المحولة (مثل البنجر السكري) الى تعجيل التزهير لاجل حصول التزهير فيها . ويمكن تعجيل التزهير بتعريض بذور محاصيل الحبوب الشتوية الحولية المنقوعة لدرجات حرارة منخفضة، الا ان النباتات الخضراء في الانواع المحولة والمعمرة هي التي تستلم مدة البرودة . وبعد تعجيل التزهير فان الايام الطويلة ضرورية لحصول التزهير . وبكلمات اخرى . يجب ان يحصل تعجيل التزهير قبل تعرض النباتات الى الايام الطويلة . ويتضح بأن موقع تعجيل التزهير في المرستيم وليس في الورقة .

ويشمل التزهير على ثلاثة مراحل مميزة هي : الحث والنشوء والتكوين اللاحق للزهرة . ويحتاج كل منها الى مدة ضوئية ودرجات حرارة مثالية . يتطلب حث الازهار الذي يحث طبيعياً في الخريف في الحشائش المعمرة في المناطق المعتدلة مثل حشيش البساتين درجات حرارة منخفضة لفترة اسابيع مع ايام قصيرة .

اما النشوء الذي يحدث طبيعياً في الربيع فيتطلب الى درجات حرارة دافئة مع ايام طويلة . ويتطلب التكوين اللاحق للازهار درجات حرارة دافئة وايام طويلة كما في النشوء ، اضافة الى متطلبات غذائية عالية . وتختلف متطلبات المدة الضوئية لنشوء الازهار في فول الصويا عن متطلبات التكوين اللاحق للازهار .

وتحوي حبوب اللقاح على منظمات نمو ومحفزات نمو الثمرة . كما ان الثمار والبذور غنية ايضاً بهورمونات النمو . هذا ولا تنمو اغلب الثمار بدون نمو البذرة . ويبدو بوضوح ان ذلك بسبب حاجة البذور الى مصدر للهورمونات الا ان بعض الثمار قد لاتحوي على بذور (الاثمار اللاإلقاحي parthenocarpic) وتنمو فقط بمحفز حبوب اللقاح لنشوء نمو الثمار . ويشمل نضج الثمار على مجموعة من الهورمونات تختلف عن تلك المطلوبة في النمو . ويكون الاثيلين عالي الفعالية في النضج وخاصة في الثمار ذات معدل التنفس السريع climac teric fruits

.34. The Gramineae: A Study of Cereals, Bamboo, and Grass. New York: .acmillan.

.easdale, J. K. A. 1973. Plant Physiology in Relation to Horticulture. Westport, Conn.: AVI.

Borthwick, H. A., and M. W. Parker. 1938. Bot. Gaz. 99:825–39.

Borthwick, H. A., M. W. Parker, and P. H. Heinze. 1941. Bot. Gaz. 102:792–800.

Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, and M. W. Parker. 1956. In Radiation Biology, vol. 3, ed. A. Hollaendar. New York: McGraw-Hill.

Brewbaker, J. L. 1959. Indian J. Genet. Plant Breed. 19:121–33.

Brewbaker, J. L., and S. K. Majumder. 1961. Am. J. Bot. 48:457–64.

Carr, D. J., and K. G. M. Skene. 1961. Aust. J. Biol. Sci. 14:1–12.

Chailakhyan, M. K. H. 1936. Proc. Acad. Sci. USSR [Dokl.] 3:433–37.

Clark, H. E., and K. R. Kerns. 1942. Science 95:536–37.

Cooper, J. P. 1950. J. Br. Grassl. Soc. 5:105–12.

Cumming, B. G. 1959. Nature 184:1044–45.

Downs, R. J. 1956. Plant Physiol. 31:279–84.

Evans, L. T. 1969. The Induction of Flowering: Some Case Histories. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.

Fisher, J. E. 1962. Can. J. Bot. 41:871–73.

Fukui, H. N., F. G. Teubner, S. H. Wittwer, and H. M. Sell. 1958. Plant Physiol. 33:144–46.

Gardner, F. P., and W. E. Loomis. 1953. Plant Physiol. 28:201–17.

Garner, W. W., and H. A. Allard. 1920. J. Agric. Res. 18:553–606.

______. 1923. J. Agric. Res. 23:871–920.

______. 1925. J. Agric. Res. 31:555–66.

Greulach, V. A., and J. C. Haesloop. 1958. Science 127:646–47.

Gustafson, F. G. 1936. Proc. Natl. Acad. Sci. 22:628–36.

Hamner, K. C. 1938. Bot. Gaz. 99:615–29.

______. 1969. In The Induction of Flowering, ed. L. T. Evans. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.

Hensel, H. 1953. Ann. Bot. n.s. 17:417–32.

Hillman, W. S. 1962. The Physiology of Flowering. New York: Holt, Rinehart, and Winston.

Holdsworth, M. 1956. J. Exp. Bot. 7:395–409.

Jennings, P. R., and R. K. Zuck. 1954. Bot. Gaz. 116:199–200.

Kasperbauer, M. J. 1970. Agron. J. 62:825–27.

______. 1973. Agron. J. 65:447–50.

Kasperbauer, M. J., F. P. Gardner, and W. E. Loomis. 1962. Plant Physiol. 37:165–70.

Kasperbauer, M. J., H. A. Borthwick, and S. B. Hendricks. 1963. Bot. Gaz. 124:444–51.

______. 1964. Bot. Gaz. 125:75–80.

Khudairi, A. K., and K. C. Hamner. 1954. Plant Physiol. 29:251–57.

Lang, A. 1951. Zutcher 21:241–43.

______. 1952. Annu. Rev. Plant Physiol. 3:265–306.

Lang, A., and G. Melchers. 1947. Z. Naturforsch. 26:444–49.

Leopold, A. C. 1958. Annu. Rev. Plant Physiol. 9:281–310.

Leopold, A. C., and P. E. Kriedemann. 1975. Plant Growth and Development. 2d ed. New York: McGraw-Hill.

Leopold, A. C., and K. V. Thimann. 1949. Am. J. Bot. 36:342–47.

Letham, D. S. 1963. Life Sci. 8:569–73.

Lipe, J. A., and P. W. Morgan. 1972. Plant Physiol. 50:759–64.

Liverman, J. L., and A. Lang. 1956. Plant Physiol. 31:147–50.

Lockhart, J. A., and K. C. Hamner. 1954. Bot. Gaz. 116:133–42.

Long, E. M. 1939. Bot. Gaz. 101:168–88.

Major, D. J. 1980. Can. J. Plant Sci. 60:777–84.

Mann, L. K. 1940. Bot. Gaz. 102:339–56.

Moshkov, B. S. 1939. Proc. Acad. Sci. USSR [Dokl.] 22:456.
______. 1947. Proc. Natl. Acad. Sci. 33:303–12.
Naylor, A. W. 1941. Bot. Gaz. 103:342–53.
Nichols, K. 1971. J. Hortic. Sci. 46:323–32.
Nimbkar, N. 1981. Cell Number in Relation to Seed Size in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). Ph.D. diss., University of Florida, Gainesville.
Nitsch, J. P. 1950. Am. J. Bot. 37:211–15.
______. 1951. In Plant Physiology: A Treatise, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press.
______. 1952. Q. Rev. Biol. 27:33–57.
______. 1953. Annu. Rev. Plant Physiol. 4:199–236.
Parker, M. W., S. B. Hendricks, H. A. Borthwick, and N. J. Skully. 1946. Bot. Gaz. 108:1–26.
Peterson, M. L., and W. E. Loomis. 1949. Plant Physiol. 24:31–43.
Purvis, O. N., and F. G. Gregory. 1937. Ann. Bot. n.s. 1:569–92.
Ritchie, S. W., and J. J. Hanway. 1982. Iowa State Univ. Spec. Rep. 48.
Salisbury, F. B. 1955. Plant Physiol. 30:327–34.
______. 1963. The Flowering Process. New York: Macmillan.
______. 1969. In The Induction of Flowering, ed. L. T. Evans. Ithaca: Cornell University Press.
Salisbury, F. B., and J. Bonner. 1956. Plant Physiol. 31:141–47.
Schwabe, W. W. 1957. J. Exp. Bot. 8:220–34.
Sinclair, T. R. 1981. Personal communication.
Stanley, R. G. 1958. In The Physiology of Forest Trees, ed. K. V. Thimann. New York: Ronald Press.
Thomas, J. F., E. D. Raper. 1982. Personal communication.
Vasil, I. K. 1960. Nature 187:1134–35.
Vergara, B. S., and T. T. Chang. 1976. The Flowering Response of the Rice Plant to Photoperiod: A Review of Literature. 3d ed. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute.
Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. 1978. The Control of Growth and Differentiation in Plants. 2d ed. Oxford and New York: Pergamon.
Wellensiek, S. J. 1962. Nature 195:307–8.
Wittwer, S. H., and M. J. Bukovac. 1958. Econ. Bot. 12:213–55.
Zobka, G. G. 1961. Am. J. Bot. 48:21–28.

رقم الايداع في المكتبة الوطنية ببغداد ٢٨٧ لسنة ١٩٩٠

Physiology of Crop Plants

F. B. Gardner R. B. Pearce R. L. Mitchell

Translated By
Dr. Talib A. Essa